ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 82

1

ЯНВАРЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
1997

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 82

№ 1—12



САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
«НАУКА»
1997

РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Ответственный редактор номера **К. Л. Виноградова**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко*. Технический редактор *Е. В. Траскевич*
Корректоры *М. К. Одинокова* и *Э. Г. Рабинович*
Компьютерная верстка *Л. Н. Напольской*

ЛР № 020297 от 27.11.91 г. Подписано к печати 23.01.97. Формат 70 x 100 1/16.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 11.1. Уч.-изд. л. 13.3. Тираж 648 экз. Тип. зак. 396. С 10

Санкт-Петербургская издательская фирма РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1. «Ботанический журнал». Телефон (812)350-72-49

Санкт-Петербургская типография № 1 РАН
199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

УДК 56 : 581.9(470.324) : 551.78/581.552

© О. Н. Арбузова

НОВЫЕ ДАННЫЕ ОБ ОЛИГОЦЕНОВОЙ ФЛОРЕ ЛАГЕРНОГО САДА (ЗАПАДНАЯ СИБИРЬ)

O. N. ARBUZOVA. NEW DATA ON THE OLIGOCENE FLORA FROM LAGERNY SAD (WESTERN SIBERIA)

На основании изучения новых сборов карпологических остатков из олигоценовых отложений Лагерного Сада (Томск) и ревизии уже опубликованного материала определен систематический состав флоры. Почти вдвое, по сравнению с предыдущими данными, расширен список видов. Рассмотрены различия между двумя группами последовательно сменяющих друг друга частных комплексов, соответствующих геологическому разделению лагерносадского разреза на новомихайловскую (нижний олигоцен) и лагернотомскую (верхний олигоцен) свиты. Частные комплексы из разных свит отличаются друг от друга соотношением экологических групп. Сводный комплекс из лагернотомской свиты богаче по систематическому составу сводного комплекса из новомихайловской свиты, но при этом не содержит некоторых форм, установленных в последнем. Различия между комплексами свидетельствуют о постепенном изменении флоры юга Западной Сибири на границе нижнего и верхнего олигоцена.

Впервые карпологические образцы из обнажения Лагерный Сад были собраны и исследованы в 1935 году П. А. Никитиным. Он установил отсюда 38 форм (Никитин, 1935). К 1944 г. Никитиным была подготовлена монография «Аквитанская семенная флора Лагерного Сада», опубликованная только в 1965 г., через 15 лет после смерти автора. Эта работа, ставшая итогом первого палеокарпологического изучения лагерносадского разреза, является также одной из первых в бывшем СССР крупных монографий, посвященных описанию третичных семян и плодов. Общий список лагерносадской флоры, полученный Никитиным, содержит 117 названий. Результаты переопределения растений из коллекций Никитина (1965) представлены в табл. 1. Несмотря на то что Никитину не удалось установить реальных взаимоотношений слоев в лагерносадском разрезе и что со времени написания работы произошли существенные изменения в систематике и номенклатуре, монография «Аквитанская семенная флора Лагерного Сада» и в настоящее время представляет большой интерес для палеоботаники.

Обнажение Лагерный Сад располагается на правом берегу р. Томи на окраине г. Томска. Третичные отложения, вскрывающиеся в обнажении, имеют мощность от 5—7 до 12—15 м. Внизу они сложены глинистой толщей с буроугольными прослоями, местами с ржаво-бурыми железистыми песчаниками в основании. Верхняя часть третичной толщи сложена главным образом песками с прослоями глин и алевритов, с обильным растительным детритом, в подошве, как правило, с базальной галькой. Залегают третичные осадки на белых и серых каолиновых глинах коры выветривания нижнего карбона. Пески верхней части третичной толщи перекрыты четвертичными отложениями. По данным геологов, нижняя глинистая толща третичных отложений с пластами бурых углей принадлежит нижнеолигоценовой новомихайловской свите. Верхняя песчаная толща обнажения Лагерный Сад является стратотипом лагернотомской свиты — аллювиального аналога журавской свиты одноименного горизонта верхнего олигоцена (Мартынов и др., 1970). Определение возраста вышеназванных свит основано главным образом на анализе палинокомплексов и корреляции их с палинокомплексами из стратиграфических подразделений Западного Казахстана,

ТАБЛИЦА 1

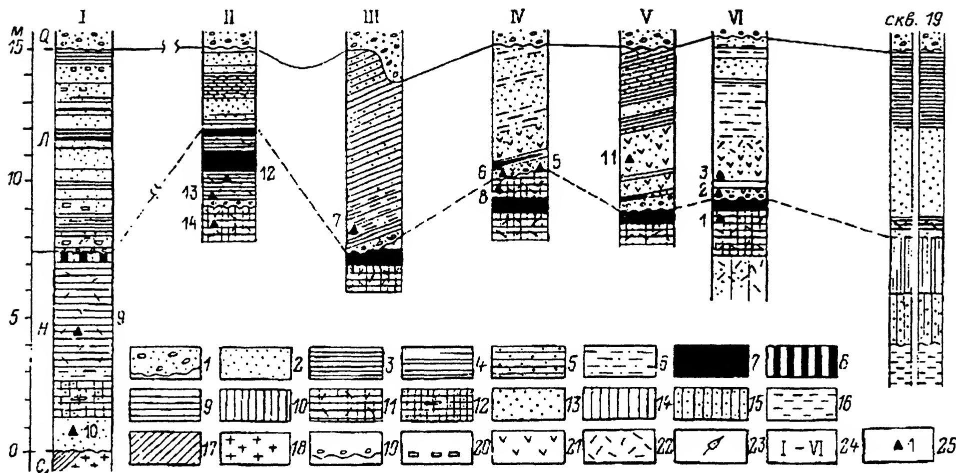
Результаты переопределения растений из коллекций П. А. Никитина (1965)

Определения П. А. Никитина (1965)	Определения О. Н. Арбузовой
Azolla ventricosa P. Nikit. p. p.	*Azolla ventricosa* P. Nikit. ex P. Dorof.
A. ventricosa P. Nikit. p. p.	*A. sibirica* P. Dorof.
Salvinia sibirica P. Nikit. p. p.	*Salvinia sibirica* P. Nikit.
S. sibirica P. Nikit. p. p.	*S. panii* Arbuzova
Picea sp.	*Picea* sp.
Pinus sp.	*Pinus* sp.
Sequoia couttsiae Heer	*Protosequoia tomskiana* Arbuzova
Taxodium parvispermum P. Nikit.	*Taxodium* sp.
Sequodium langsdorfii P. Nikit. p. p.	*Glyptostrobus langsdorfii* P. Dorof.
S. langsdorfii P. Nikit. p. p.	*G. sibirica* P. Dorof.
Typha latissima (A. Br.) E. Reid et M. Chandl.	*Typha tymensis P. Dorof.*
Typha sp.	*T. tavdensis* P. Dorof.
Sparganium multiloculare E. Reid et M. Chandl. var. *sibiricum* P. Nikit.	*Sparganium sibiricum (P. Nikit.) P. Dorof.*
S. noduliferum C. et E. Reid var. *minimum* P. Nikit.	*Sparganium gorbunovii P. Dorof.*
Sparganium sp.	*Sparganium* sp.
Potamogeton pygmaeus M. Chandl.	*Potamogeton* sp. 1
P. corticosus P. Nikit.	*P. corticosus* P. Nikit. ex P. Dorof.
Potamogeton sp. 3	*P. cf. gonczarovii* P. Dorof.
Potamogeton sp. 4	*P. erosus* P. Nikit. ex P. Dorof.
Caldesia proventitia P. Nikit. p. p.	*Caldesia proventitia* P. Nikit. ex P. Dorof.
C. proventitia P. Nikit. p. p.	*Caldesia* sp. 1
C. proventitia V. P. Nikit. p. p.	*Caldesia* sp. 2
Sagisma turgida P. Nikit.	*Sagisma turgida* P. Nikit.
Alisma sp.	*Alismataceae* gen.
Stratiotes inversus P. Nikit.	*Stratiotes inversus* P. Nikit.
Carex sp.	*Carex* sp.
Scirpus szaferi P. Nikit.	*Scirpus decipiens* V. P. Nikit. et Arbuzova
Scirpus sp. 2	*Scirpus* sp.
Cladium reidiorum P. Nikit.	*Cladium reidiorum* P. Nikit.
Dulichium spathaceum Rich.	*Dulichium marginatum* (C. et E. Reid) P. Dorof.
Epipremnum ornatum E. Reid et M. Chandl.	*Epipremnum* cf. *ornatum* E. Reid et M. Chandl.
E. cristatum P. Nikit.	*E. cristatum* P. Nikit.
Epipremnum sp. 3?	*Epipremnum* sp.
Aracispermum hippuriformis P. Nikit.	*Aracispermum hippuriforme* P. Nikit.
A. canaliculatum P. Nikit.	*A. canaliculate* P. Nikit.
A. jugatum P. Nikit.	*Caricoidea jugata* (P. Nikit.) Mai
Spirematospermum wetzleri (Heer) M. Chandl.	*Spirematospermum wetzleri* (Heer) M. Chandl.
Myrica (Comptonia) decipiens P. Nikit.	*Tubela tomskiana* P. Dorof.
Carpinus sp.	*Carpinus tymensis* P. Dorof.
Carpinicarpus longistylus P. Nikit. p. p.	*Comptonia longistyla* P. Dorof.
C. longistylus P. Nikit. p. p.	*C. debilis* V. P. Nikit.
Ulmus sp.	*Leitneria* sp.
Brasenia tenuicostata P. Nikit.	*Brasenia sibirica* P. Dorof.
B. ovula (Brongn.) E. Reid et M. Chandl.	*Eoeuryale* sp.
Nuphar sp.	*Nuphar* sp.
Liriodendron tulipiferum L. var. *regulare* P. Nikit.	*Liriodendron regulare* (P. Nikit.) P. Dorof.
Polanisia sibirica P. Nikit.	*Polanisia sibirica* P. Nikit.
Aldrovanda intermedia E. Reid et M. Chandl.	*Aldrovanda sibirica* V. P. Nikit. et Arbuzova
A. eleanorae P. Nikit.	*A. eleanorae* P. Nikit.
Potentilla proanserina P. Nikit.	*Rubilla proanserina* (P. Nikit.) V. P. Nikit. et Arbuzova
P. tomskiana P. Nikit.	*Potentilla tomskiana* P. Nikit.
Potentilla sp. 3	*Potentilla* sp.

Определения П. А. Никитина (1965)	Определения О. Н. Арбузовой
Rubus sp.	*Rubus* sp.
Prunus sp.	*Rosaceae* gen. *(Prunoideae)*
Euphorbia sp.	*Euphorbiaceae* gen.
Meliosma europaea C. et E. Reid	*Meliosma europaea* C. et E. Reid
Ampelopsis rotundata M. Chandl.	*Ampelopsis rotundatoides* P. Dorof.
Parthenocissus sp.	*Parthenocissus* sp.
Actinidia conspicua P. Nikit.	*Actinidia conspicua* P. Nikit.
Hypericum septestum P. Nikit. var. *sibiricum* P. Nikit.	*Hypericum septestum* P. Nikit.
Viola rimosa P. Nikit.	*Poliothyrsis maii* Arbuzova
Viola sp. 2	*Viola* sp.
Decodon globosus (E. Reid) P. Nikit.	*Decodon sibiricus* P. Dorof.
D. gibbosus (E. Reid) E. Reid p. p.	*D. gibbosus* (E. Reid) E. Reid
D. gibbosus (E. Reid) E. Reid p. p.	*D. gibbosus* (E. Reid) E. Reid f. *eugibbosus* P. Dorof.
Diclidocarya sibirica P. Nikit.	*Microdiptera panii* Arbuzova
Trapa sp.?	*Trapa* sp.
Proserpinaca reticulata C. et E. Reid var. *acuminata* P. Nikit.	*Proserpinaca reticulata* C. et E. Reid
Myriophyllum praespicatum P. Nikit.	*Myriophyllum* sp.
Hippuris parvicarpa P. Nikit.	*Hippuris parvicarpa* P. Nikit.
Aralia sp. 1	*Aralia* cf. *lucida* P. Dorof.
Aralia sp. 2	*Aralia* sp.
Cornus sp.	*Swida gorbunovii* (P. Dorof.) Negru
Hartzia rosenkjari (Hartz) P. Nikit.	*Hartziella rosenkjaeri* (Hartz) Szaf.
Andromeda sp.	*Andromeda* sp.
Naumburgia sp.	*Naumburgia* sp.
Menyanthes parvula P. Nikit.	*Menyanthes parvula* P. Nikit.
Lycopus sp.	*Lycopus parvulus* V. P. Nikit. et Arbuzova
Perilla sp.	*Perilla* sp.
Teucrium tatianae P. Nikit.	*Teucrium sibiricum* P. Dorof.
Sambucus pulchella C. et E. Reid	*Sambucus tomskiana* Arbuzova
Valerianella sp.?	*Patrinia* cf. *miocenica* P. Dorof.
Spondiaecarpum turbinatum Menzel var. *nanum* P. Nikit.	*Spondiicarpum mettenii* (Ung.) Mai
Carpolithus bilobatus P. Nikit.	*Saururus bilobatus* P. Dorof.
C. semiglobosus P. Nikit.	*Carpolithus semiglobosus* P. Nikit.
C. multinervis P. Nikit.	*C. multinervis* P. Nikit.
C. nitidus P. Nikit.	*C. nitidus* P. Nikit. ex P. Dorof.
C. triquetrus P. Nikit.	*Phyllanthus compassica* P. Dorof.
C. natans P. Nikit.	*Carpolithus natans* P. Nikit.
C. siliculiformis P. Nikit.	*C. siliculiformis* P. Nikit.
Carpolithus sp. 8 (Morus?) p. p.	*Morus* cf. *compassica* P. Dorof.
Carpolithus sp. 8 (Morus?) p. p.	(?)*Morus glabra* P. Dorof.
Carpolithus sp. 8 (Morus?) p. p.	(?)*Morus tomskiana* Arbuzova
Carpolithus sp. 9	*Moroidea* sp.
Carpolithus sp. 10	*Comptonia gorbunovii* P. Dorof.

точно датированными по остаткам фауны (Панова, 1970). Наиболее детальное, с использованием инструментальной нивелировки, описание третичных отложений лагерносадского разреза по отдельным его эрозионным циркам было осуществлено М. Г. Горбуновым (1971).

Материалом для данной работы послужили 14 образцов растительного детрита, отобранные из третичных отложений обнажения Лагерный Сад и частично обработанные В. П. Никитиным в 1971 г. 7 образцов (1, 8, 9, 10, 12, 13 и 14) происходят



Геологический разрез обнажения Лагерный Сад (по М. Г. Горбунову, 1971, с изменениями согласно работе В. А. Мартынова с соавт., 1970).

Свиты: *Л* — лагернотомская, *Н* — новомихайловская. *1* — галечник в основании четвертичной толщи, *2* — пески, *3* — глина, *4* — тонкие прослои и линзы глины в песках, *5* — переслаивание песка и глины, *6* — алевриты, *7* — бурый уголь, *8* — углистая глина, *9* — глина новомихайловской свиты, *10* — глина серая, *11* — глина коричневая, *12* — железистый песчаник с отпечатками листьев, *13* — пески в основании новомихайловской свиты, *14* — глина светло- и темно-серая, *15* — переотложенная кора выветривания (глина серая), *16* — элювий сланцев карбона, *17* — песчаники и сланцы карбона, *18* — долерит, *19* — галька в основании лагернотомской свиты, *20* — окатыши глины, *21* — растительный детрит, *22* — обломки древесины, *23* — отпечатки листьев, *24* — номера эрозионных цирков, *25* — палеокарпологический образец и его номер.

из отложений новомихайловской свиты, другие 7 (2, 3, 4, 5, 6, 7 и 11) — из отложений лагернотомской свиты. 13 из исследованных образцов точно привязаны к разрезам лагерносадского обнажения, опубликованным Горбуновым (1971) (см. рисунок). Образец 4 происходит из эрозионного цирка VIII, не описанного в работе Горбунова. Цирк VIII располагается напротив Главной Аллеи Лагерного Сада, в 37 м вверх по течению р. Томи от обрыва «Боец», т. е. примерно в 80 м от цирка VI (см. рисунок). Кровля третичных отложений в цирке VIII резко размыта. В центральной части цирка под базальным четвертичным галечником залегают следующие породы (по устному сообщению В. П. Никитина).

	Мощность в метрах
1. Песок серый, мелкозернистый, с прослойками (1—5 см) серых пластичных глин. Близ подошвы пачки — линзовидные прослои (2—4 см) почти чистого крупного детрита	1.1
2. Песок желтовато-серый, среднезернистый, горизонтально слоистый, в кровле (7 см) и близ подошвы (25 см) ожелезненный. В самой подошве песок сцементирован, содержит зерна гравийного размера и крупную гальку	0.9
3. Глина темно-бурая, неправильными пятнами голубоватая, книзу коричневато-бурая	0.15
4. Песок желтовато-бурый, мелкозернистый, глинистый, внизу водоносный	1.5

Ниже топкое дно цирка.

Образец 4 происходит из подошвы пачки 1, в 90—100 см выше базальной гальки.

Выявленные списки растений из образцов новомихайловской свиты являются выборками из новомихайловской флоры (я называю их частными комплексами). Списки растений из разных образцов лагернотомской свиты представляют собой выборки из лагерносадской флоры. Названия флор предложены В. П. Никитиным (1978). Комплексы внутри каждой флоры в значительной степени совпадают по систематическому составу и соотношению экологических групп. Это позволило считать их одновозрастными и рассматривать совместно.

Изучение остатков семян, плодов и мегаспор из всех слоев третичных отложений Лагерного Сада позволило почти вдвое, по сравнению с предыдущими данными,

ТАБЛИЦА 2

Распределение видов новомихайловской флоры по комплексам

Виды	1	8	9	10	12	13	14
Selaginella pliocenica P. Dorof.	—	—	—	1/0.5	—	—	—
Salvinia praeturgaica Arbuzova sp. nov.	2/0.6	—	2/1.3	—	—	—	5/2.1
Azolla ventricosa P. Nikit. ex P. Dorof.	—	10/4.3	4/2.5	25/11.6	—	4/1.4	3/1.3
A. cf. *aspera* P. Dorof.	16/4.7	3/1.3	30/8.8	20/9.3	—	—	16/6.7
A. tuganensis P. Dorof.	—	—	—	2/1	—	—	1/0.4
Azolla sp. (sect. Rhizosperma)	—	12/5.2	30/18.8	20/9.3	7/1.5	—	—
Taxodium sp.	—	обл.	—	—	1/0.2	1 обл.	1 обл.
Liriodendron sp.	—	—	—	—	1 обл.	—	—
Saururus bilobatus P. Dorof.	—	—	4/2.5	5/2.3	22/4.7	3/1	11/4.6
Brasenia sp.	1/0.3	—	—	10 обл.	—	—	обл.
Tavdenia sp.	обл.	6 обл.	—	—	обл.	обл.	обл.
Nymphaea sp.	обл.	1 обл.	—	—	—	—	9 обл.
Ceratophyllum sp.	1 обл.	—	—	—	—	—	—
Urticicarpum cf. *miocenum* P. Dorof.	—	—	—	—	—	2/0.7	—
Tubela tomskiana P. Dorof.	—	—	—	—	13/2.8	—	—
Tubela sp.	—	—	—	1/0.5	—	—	—
Comptonia gorbunovii P. Dorof.	1/0.3	—	—	—	—	1/0.3	—
Comptonia sp.	—	—	—	3 обл.	3 обл.	4 обл.	4 обл.
Polygonum sp.	—	—	—	—	—	5 обл.	—
Hypericum septestum P.Nikit.	5/1.5	—	—	—	50/10.6	50/17.6	1/0.4
Hypericum sp.	1/0.3	1/0.4	—	—	5/1.1	—	—
Poliothyrsis maii Arbuzova sp. nov.	1/0.3	—	—	—	1/0.2	—	1/0.4
Andromeda sp.	—	—	—	—	—	1/0.3	—
Aldrovanda clavata P. Dorof.	1/0.3	—	—	—	1/0.4	—	1/0.4
A. eleanorae P.Nikit.	—	—	—	1/0.5	2/0.4	—	—
Decodon tavdensis P. Dorof.	1/0.3	—	—	—	—	30/10.6	—
D. spinosus V. P. Nikit. et Balueva sp. nov.	—	—	—	—	8/1.7	12/4.2	—
D. sibiricus P. Dorof.	—	—	—	—	3/0.6	30/10.6	—
D. gibbosus (E. Reid) E. Reid f. *eugibbosus* P. Dorof.	—	—	—	—	1/0.2	—	—
D. gibbosus f. *elongatus* P. Dorof.	—	—	—	—	6/1.3	3/1	—
D. macrocastrosus V. P. Nikit. et Arbuzova sp. nov.	—	—	—	—	5/1.1	4/1.4	—
Microdiptera panii Arbuzova sp. nov.	—	—	—	—	30/6.3	60/21.1	—
M. cf. *menzellii* (E. Reid) Mai	—	—	—	—	1/0.2	—	—
Hartziella rosenkjaeri (Hartz) Szaf.	3/0.9	—	—	—	—	—	5/2.1
Nyssa sp.	—	—	—	обл.	—	—	—
Swida gorbunovii (P. Dorof.) Negru	—	—	—	—	1/0.2	—	—

Виды	1	8	9	10	12	13	14
Swida sp.	—	—	—	—	1/0.2	—	—
Aralia sp.	—	—	—	—	1 обл.	—	—
Menyanthes parvula P. Nikit.	—	—	—	—	18/3.8	1/0.3	—
Sambucus sp.	—	—	—	1 обл.	—	—	—
Patrinia cf. *miocenica* P. Dorof.	—	—	—	—	1 обл.	—	—
Teucrium cf. *tatianae* P. Nikit.	—	—	—	—	3/0.6	—	—
Caldesia proventitia P. Nikit. ex P. Dorof.	1 обл.	—	—	—	—	—	—
Sagisma turgida P. Nikit.	60/7.5	1/0.4	1 обл.	—	12/2.5	3/1	70/29.4
Alismataceae gen.	70/20	100/43.3	90/56.3	70/32.6	70/14.9	60/21.1	50/21
Potamogeton erosus P. Nikit. ex P. Dorof.	30/8.7	20/8.7	—	—	3/0.6	—	2/0.8
P. cf. *gonczarovii* P. Dorof.	13/3.8	—	—	—	2/0.4	—	6/2.5
Potamogeton sp. 1	5/1.5	—	—	—	—	—	—
Scirpus suchovii P. Dorof.	—	50/21.6	—	—	1/0.2	—	1/0.4
S. decipiens V. P. Nikit. et Arbuzova sp. nov.	50/14.6	—	—	—	3/0.6	—	обл.
S. foveolatus V. P. Nikit. et Arbuzova sp. nov.	—	—	—	—	5/1.1	—	—
Carex sp.	—	—	—	—	1 обл.	—	—
Cladiocarya cf. *trebovensis* (Buzek) Mai	—	—	—	—	2/0.4	—	—
Spirematospermum wetzleri (Heer) M. Chandl.	—	—	—	—	2/0.4	9 обл.	—
Epipremnum tomskianum Arbuzova sp. nov.	—	—	—	—	150/31.8	—	—
E. cf. *ornatum* E. Reid et M. Chandl.	2/0.6	—	—	—	—	13/4.6	1/0.4
Sparganium sibiricum (P. Nikit.) P. Dorof.	13/3.8	—	—	—	4/0.8	—	6/2.5
S. monoloculare Arbuzova sp. nov.	—	—	—	—	—	—	4/1.7
Typha tavdensis P. Dorof.	6/1.7	1/0.4	—	8/3.7	30/6.4	3/1	4/1.7
T. tymensis P. Dorof.	—	3/1.3	—	—	5/1.1	4/1.4	—
Typha sp.	60/17.5	30/13	—	60/27.9	—	—	50/21
Spondiicarpum mettenii (Ung.) Mai	—	—	—	—	—	3	—
Carpolithus natans P. Nikit.	1	—	—	—	—	обл.	—
C. nitidus P. Nikit. ex P. Dorof.	1 обл.	—	—	—	2	1	2 обл.
C. semiglobosus P. Nikit.	—	—	—	1 обл.	—	—	—
C. spiniferus V. P. Nikit. et Arbuzova sp. nov.	обл.	—	—	—	—	1 обл.	1 обл.
Всего остатков	341	231	160	213	468	284	238

Примечание. Здесь и в табл. 3 в вертикальных графах: в числителе — число целых экземпляров, встреченных в комплексе; в знаменателе — процент от общего количества целых экземпляров. Для обломков процент не вычислялся; количество обломков менее 10 указано цифрами, более 10 — «обл.».

расширить список видов флоры Лагерного Сада и оценить различия между частными комплексами из лагернотомской и новомихайловской свит, представленными в обнажении.

Сводный список всех частных комплексов из новомихайловской свиты включает 66 таксонов (табл. 2). Для них характерно сравнительно невысокое участие древесно-кустарниковых растений (от 7 до 21 % от общего состава). В 3 из 7 комплексах отсутствуют представители голосеменных растений, в остальных обнаружены единичные остатки семян *Taxodium*. В комплексах из новомихайловской свиты нет остатков *Glyptostrobus*, присутствующих во всех комплексах из лагернотомской свиты. Среди покрытосеменных древесных в комплексах из новомихайловской свиты немногочисленными остатками семян и плодов представлены роды *Comptonia*, *Polyothyrsis*, *Tubela*, *Nyssa*, *Sambucus*, *Aralia* и *Swida*. Из травянистых растений (за исключением комплексов 12 и 13) преобладают водные (40—56 %) и болотные растения (37—44 %), их участие примерно равноценно и в 1.5—2 раза выше, чем в комплексах из лагернотомской свиты. По обилию остатков среди них доминируют *Azolla*, *Alismataceae* и *Typha*. Комплексы из верхней части новомихайловской свиты (12 и 13) отличаются от остальных большим содержанием в них остатков болотных трав (55—62 %), в них наряду с вышеназванными обильно представлены также виды *Hypericum*, *Decodon*, *Microdiptera* и *Epipremnum*. В целом все частные комплексы новомихайловской флоры воспроизводят лесной тип растительности. Исходя из состава комплексов можно предположить, что в эпоху формирования отложений новомихайловской свиты в окр. г. Томска были широко распространены озерно-болотные водоемы.

Сводный список всех частных комплексов из лагернотомской свиты включает в себя 151 таксон (табл. 3). Они характеризуются увеличением участия и обилия древесно-кустарниковых растений (28—48 %). Почти во всех комплексах представлены остатки *Taxodium*, *Glyptostrobus*, *Liriodendron*, *Morus*, *Tubela*, *Cyclocarya*, *Crataegus*, *Nyssa*, *Aralia*, *Comptonia*, *Swida*, *Sambucus* и *Vitaceae*. По обилию остатков среди древесно-кустарниковых растений доминируют *Juglandaceae* (*Cyclocarya*), *Betulaceae* (*Tubela*), *Cornaceae* (*Swida*) и *Rosaceae*. Состав травянистых растений в комплексах из лагернотомской свиты характеризуется увеличением участия мезофильных трав (*Viola*, *Potentilla*, *Teucrium*, *Lycopus* и др.) (от 9 до 21 %). Участие водных и болотных трав, среди которых преобладают последние, все еще достаточно велико (водные травы составляют 15—22 %, болотные — 27—35 %). Среди водных растений наибольшим числом остатков представлены виды *Azolla*, среди болотных — виды *Saururus*, *Decodon*, *Alismataceae* и *Cyperaceae*. Все комплексы из лагернотомской свиты как бы восстанавливают для нас состав смешанных хвойно-широколиственных лесов. Для последних характерно присутствие хвойных из *Taxodiaceae*, обилие листопадных широколиственных и незначительное участие вечнозеленых широколиственных деревьев.

В целом по общему облику новомихайловская и лагерносадская флоры достаточно близки. Обе они являются флорами тургайского экологического типа. Достаточно сходны рассматриваемые флоры и по конкретному составу. Все роды, установленные в новомихайловской флоре, кроме *Polygonum* и *Cladiocarya*, сохраняются и в лагерносадской. Виды новомихайловской флоры, за исключением *Salvinia praeturgaica*, *Azolla tuganensis*, *Teucrium* cf. *tatianae*, *Scirpus foveolatus*, *S. decipiens*, *S. suchovii*, *Epipremnum tomskianum*, присутствуют и в лагерносадской. Близость состава рассматриваемых флор свидетельствует о том, что в Лагерном Саду представлены самые верхние слои новомихайловского регионального горизонта и самые низы разреза журавского горизонта, причем обе эти толщи были сформированы, очевидно, на протяжении сравнительно короткого отрезка геологического времени. Различия между рассматриваемыми флорами свидетельствуют о постепенном эволюционном изменении флоры юга Западной Сибири на границе раннего и позднего олигоцена.

Основные различия новомихайловской и лагерносадской флор из Лагерного Сада, в частности превосходство по числу видов (более чем в 2 раза) лагерносадской флоры

ТАБЛИЦА 3

Распределение видов лагерносадской флоры по комплексам

Виды	2	3	5	6	7	11	4
Selaginella pliocenica P. Dorof.	1/0.2	—	—	2/0.2	—	5/0.5	2/0.3
Salvinia panii Arbuzova sp. nov.	1/0.2	5/0.5	5/0.9	—	3/0.5	7/0.7	32/4.9
S. cerebrata P. Dorof.	—	—	1/0.2	—	1/0.2	6/0.6	2/0.3
S. cf. *cerebratella* P. Nikit.	—	—	—	—	—	—	3/0.5
S. turgaica P. Dorof.	—	13/1.3	—	—	13/2.1	—	10/1.5
Azolla ventricosa P. Nikit. ex P. Dorof.	10/1.6	50/4.9	40/7.2	40/3.4	50/8.2	100/9.8	100/15
A. cf. *aspera* P. Dorof.	20/3.3	15/1.5	20/3.6	15/1.3	40/6.6	—	4/0.6
Azolla sp.	20/3.3	—	30/5.4	60/5.1	—	—	—
Sequoia sibirica Arbuzova sp. nov.	—	—	—	—	—	—	4/0.6
Protosequoia tomskiana Arbuzova sp. nov.	—	—	—	—	—	—	4/0.6
Taxodium sp.	20/3.3	40/3.9	3/0.5	50/4.2	6/1	8/0.8	—
Glyptostrobus langsdorfii P. Dorof.	—	—	—	3/0.2	3/0.5	4/0.4	—
G. langsdorfii P. Dorof. var. *elongata* Arbuzova var. nov.	3/0.5	25/2.5	1/0.2	—	—	—	—
G. sibirica P. Dorof.	—	20/2	2/0.4	5/0.4	1/0.2	12/1.2	1/0.1
Magnolia sp.	—	1/0.1	—	—	—	—	—
Liriodendron regulare (P. Nikit.) P. Dorof.	2/0.3	обл.	5/0.9	5/0.4	обл.	9/0.9	1 обл.
Saururus bilobatus P. Dorof.	98/16	51/5	30/5.4	50/4.2	5/0.8	110/10.8	40/6.1
Brasenia sibirica P. Dorof.	—	16/1.6	8/1.4	—	9/1.5	5/0.5	5/0.8
B. parvula V. P. Nikit. et Arbuzova sp. nov.	—	1/0.1	—	1/0.1	—	—	—
B. minutissima V. P. Nikit. et Arbuzova sp. nov.	—	1/0.1	—	—	—	—	—
B. cf. *minuta* V. P. Nikit. et Arbuzova sp. nov.	—	4/0.4	—	—	1/0.2	—	1/0.1
Tavdenia sp.	6 обл.	—	4 обл.	3 обл.	2 обл.	обл.	—
Eoeuryale sp.	—	—	—	2 обл.	—	—	1 обл.
Nuphar sp.	—	—	—	—	—	—	обл.
Nymphaea sp.	2/0.3	—	—	—	4 обл.	—	—
Ceratophyllum sp.	—	—	—	—	—	2 обл.	—
Sinomenium sp.	—	—	—	—	—	1 обл.	—
Ranunculus marginalis Mai	1/0.2	—	—	8/0.7	—	—	—
Ranunculus sp.	—	1/0.1	—	1/0.1	1/0.2	—	1/0.1
Corylopsis sp.	—	1/0.1	—	—	—	—	—
Morus cf. *compassica* P. Dorof.	3/0.5	—	1/0.2	2/0.2	1/0.2	12/1.2	1/0.1
Broussonetia tertiaria P. Dorof.	2/0.3	3/0.3	1/0.2	—	2/0.3	—	—
Moroidea sp.	—	—	—	—	—	2 обл.	—
Dorofeevia tymensis (P. Dorof.) Grudz.	—	—	—	—	—	2 обл.	—
Urticicarpum oligocenum P. Dorof.	—	—	1/0.2	1/0.1	—	4/0.4	—
U. cf. *miocenum* P. Dorof.	—	—	—	1/0.1	—	—	1/0.1
Tubela tomskiana P. Dorof.	15/2.4	—	19/3.4	33/2.8	1/0.2	60/5.9	6/0.9
T. tavdensis P. Dorof.	—	—	1/0.2	—	—	—	—
T. tymensis P. Dorof.	2/0.3	—	—	—	1/0.2	—	—
T. cf. *omskiana* P. Dorof.	—	—	1/0.2	—	—	9/0.9	—

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Виды	2	3	5	6	7	11	4
Leitneria sp.	—	1 обл.	—	—	—	—	—
Comptonia gorbunovii P. Dorof.	2/0.3	41/4	—	—	1/0.2	—	5/0.8
C. longistyla P. Dorof.	—	1/0.1	—	1/0.1	—	1/0.1	—
C. tymensis P. Dorof.	—	—	—	—	—	—	2/0.3
Cyclocarya tymensis P. Dorof.	30/4.9	30/3	10/1.8	14/1.2	30/4.9	30/3	10/1.5
C. tomskiana P. Dorof.	—	—	—	—	—	—	6/0.9
Cyclocarya sp.	1/0.2	20/2	—	4/0.3	—	4/0.4	20/3.1
Stewartia tymensis V. P. Nikit. et Arbuzova sp. nov.	—	1/0.1	—	—	—	—	—
Hypericum septestum P. Nikit.	9/1.5	—	4/0.7	9/0.8	17/2.8	24/2.3	13/2
Poliothyrsis maii Arbuzova sp. nov.	—	—	1/0.2	—	2 обл.	—	—
Viola sp.	5/0.8	3 обл.	2/0.4	1/0.1	1/0.2	1/0.1	5/0.8
Polanisia sibirica P. Nikit.	3/0.5	—	1/0.2	6/0.5	2/0.3	1/0.1	—
Actinidia argutiformis P. Dorof.	1/0.2	—	1/0.2	—	—	1/0.1	—
A. conspicua P. Nikit.	—	—	—	1/0.1	—	—	—
Andromeda sp.	—	—	—	2/0.2	—	—	—
Styrax sp.	—	3 обл.	—	1/0.1	—	2 обл.	—
Halesia crassa (C. et E. Reid) Kirchh.	—	2/0.2	—	—	—	—	—
Naumburgia sp.	—	—	—	3 обл.	—	2 обл.	—
Phyllanthus compassica P. Dorof.	30/4.9	17/1.7	50/9	60/5	15/2.5	100/9.8	1/0.1
P. minus Balueva sp. nov.	—	—	—	—	—	3/0.3	—
Securinega crassitesta V. P. Nikit. et Arbuzova sp. nov.	1/0.2	—	1/0.2	1/0.1	—	—	—
Daphne sp.	—	обл.	—	—	—	—	—
Aldrovanda clavata P. Dorof.	1/0.2	—	—	—	—	—	—
A. eleanorae P. Nikit.	2/0.3	—	1/0.2	1/0.1	1/0.2	—	—
A. sibirica V. P. Nikit. et Arbuzova sp. nov.	—	—	—	5/0.4	—	1/0.1	—
Stephanandra minima (P. Dorof.) P. Dorof.	—	2/0.2	—	—	—	1/0.1	—
Rubus pygmaeus V. P. Nikit. et Arbuzova sp. nov.	—	—	1/0.2	1/0.2	—	—	—
Potentilla tomskiana P. Nikit.	1/0.2	—	—	—	—	—	—
P. aurea P. Nikit. sp. nov.	—	—	—	—	1/0.2	—	1/0.1
Rubilla proanserina (P. Nikit) V. P. Nikit. et Arbuzova comb. nov.	2/0.3	1/0.1	1/0.2	20/1.7	1/0.2	6/0.6	1/0.1
Crataegus angusticarpa E. Reid	13/2.1	40/4	15/2.7	30/2.5	7/1.1	30/2.9	3/0.5
Prunus tomskiana V. P. Nikit. et Arbuzova sp. nov.	—	1/0.1	—	—	5/0.8	—	6/0.9
Rosaceae gen.	2/0.3	5/0.5	—	—	4 обл.	—	—
Decodon tavdensis P. Dorof.	—	—	—	—	3/0.5	—	1/0.1
D. spinosus V. P. Nikit. et Balueva sp. nov.	2/0.3	—	1/0.2	4/0.3	—	19/1.9	1/0.1
D. sibiricus P. Dorof.	4/0.6	2/0.2	3/0.5	5/0.4	8/1.3	11/1.1	3/0.5
D. gibbosus (E. Reid) E. Reid	20/3.3	20/2	20/3.6	—	—	—	15/2.3
D. gibbosus f. *eugibbosus* P. Dorof.	—	2/0.2	5/0.9	6/0.5	5/0.8	4/0.4	2/0.3

Виды	2	3	5	6	7	11	4
Decodon gibbosus f. *elongatus* P. Dorof.	15/2.4	20/2	15/2.7	8/0.7	12/2	13/1.3	2/0.3
D. macrocastrosus V. P. Nikit. et Arbuzova sp. nov.	4/0.6	—	15/2.7	6/0.5	12/2	10/1	1/0.1
Microdiptera panii Arbuzova sp. nov.	30/4.9	100/9.9	50/9	100/8.5	30/4.9	80/7.8	7/1.1
M. cf. *menzelii* (E. Reid) Mai	—	—	—	—	1/0.1	—	4/0.6
M. cf. *miocenica* V. P. Nikit. et Arbuzova sp. nov.	—	—	—	—	—	4/0.4	3/0.5
Microdiptera sp.	—	—	—	—	3/0.5	16/1.6	3/0.5
Hartziella rosenkjaeri (Hartz) Szaf.	18/2.9	100/9.9	5/0.9	6/0.5	50/8.2	4/0.4	89/13.7
Trapa sp.	—	—	—	1 обл.	—	—	—
Proserpinaca reticulata C. et E. Reid	—	—	—	—	—	—	1/0.1
P. brevicarpa P. Dorof.	—	3/0.3	2/0.4	8/0.7	—	3/0.3	—
Ailanthus tertiaria P. Dorof.	—	1 обл.	3 обл.	—	—	1/0.1	—
Staphylea rugosa P. Dorof.	—	2/0.2	1 обл.	—	—	—	—
S. rotundata P. Dorof.	—	1/0.1	—	—	—	—	—
Meliosma europaea C. et E. Reid	—	4 обл.	—	—	—	—	—
Nyssa macrocarpa P. Dorof. ex Arbuzova et Zhil.	—	—	1/0.2	1/0.1	—	—	—
N. sibirica P. Dorof. ex Zhil.	1/0.2	2/0.2	1/0.2	1/0.1	1/0.2	1/0.1	—
Swida gorbunovii (P. Dorof.) Negru	30/4.9	50/4.9	5/0.9	30/2.5	30/4.9	18/1.8	3/0.5
Aralia rugosa P. Dorof.	1/0.2	—	—	—	—	1 обл.	—
A. cf. *lucida* P. Dorof.	—	—	—	—	1/0.2	1/0.1	—
A. cf. *chinensis* L.	—	—	1/0.2	—	—	—	—
A. tomskiana Arbuzova sp. nov.	1/0.2	—	1/0.2	1/0.1	7/1.1	—	—
Paliurus sibiricus P. Dorof.	—	—	—	1 обл.	—	—	—
Vitis tomskiana P. Dorof.	—	—	—	—	—	—	30/4.6
Ampelopsis rotundatoides P. Dorof.	—	1/0.1	—	—	—	—	—
Parthenocissus elongata P. Dorof.	—	4/0.4	—	—	—	—	—
Cephalanthus dorofeevii Arbuzova sp. nov.	1 обл.	—	—	1/0.1	—	1 обл.	—
Menyanthes parvula P. Nikit.	—	—	—	2/0.2	2/0.3	—	—
Diervilla obovata Balueva sp. nov.	—	—	—	1/0.1	—	4/0.4	4/0.6
Weigela kryshtofovichiana P. Dorof.	1/0.2	—	—	обл.	—	1/0.1	1/0.1
Sambucus tomskiana Arbuzova sp. nov.	10/1.6	10/1	13/2.4	30/2.5	5/0.8	30/2.9	3/0.5
Patrinia cf. *miocenica* P. Dorof.	—	—	—	1 обл.	—	1 обл.	—
Argusia kipianiae Arbuzova sp. nov.	—	4/0.4	—	—	—	—	—
Ajuga tomskiana Arbuzova sp. nov.	—	—	—	—	—	1/0.1	—
Teucrium sibiricum P. Dorof.	—	—	—	1/0.1	3/0.5	2/0.2	1/0.1

Виды	2	3	5	6	7	11	4
Lycopus parvulus V. P. Nikit. et Arbuzova sp. nov.	—	—	2/0.4	4/0.3	10/1.6	7/0.7	5/0.8
Butomus sp.	—	—	—	1/0.1	—	—	—
Caldesia proventitia P. Nikit. ex P. Dorof.	11/1.8	33/3.3	21/3.8	46/3.9	22/3.6	11/1.1	14/2.1
C. antiqua P. Dorof.	—	—	—	2/0.2	2/0.3	—	—
Sagisma turgida P. Nikit.	4/0.6	1/0.1	1/0.2	3/0.2	1/0.2	5/0.5	обл.
S. parnassiforme V. P. Nikit. et Arbuzova sp. nov.	—	—	—	—	—	1/0.1	—
Alismataceae gen.	70/11.4	80/7.9	50/9	100/8.5	70/11.5	100/9.8	70/10.8
Stratiotes sp.	1 обл.	—	1 обл.	1 обл.	2 обл.	—	2 обл.
Potamogeton corticosus P. Nikit. ex P. Dorof.	2/0.3	9/0.9	—	1/0.1	2/0.3	—	1/0.1
P. erosus P. Nikit. ex P. Dorof.	1/0.2	2 обл.	1/0.2	12/1	8/1.3	6/0.6	—
P. cf. *gonczarovii* P. Dorof.	1 обл.	—	—	1/0.1	—	1/0.1	—
Scirpus ragozinii P. Dorof.	—	—	2/0.4	—	30/4.9	—	—
Dulichium marginatum (C. et E. Reid) P. Dorof.	7/1.1	—	2/0.4	50/4.2	1/0.2	—	—
Cladium reidiorum P. Nikit.	2/0.3	9/0.9	14/2.5	80/6.8	6/1	6/0.6	5/0.8
Carex sp.	3/0.5	—	—	3/0.2	—	2 обл.	—
Caricoidea jugata (P. Nikit.) Mai	8/1.3	6/0.6	4/0.7	—	6/1	6/0.6	6 обл.
Spirematospermum wetzleri (Heer) M. Chandl.	3/0.5	10/1	2/0.4	8 обл.	1/0.2	8 обл.	6/0.9
Pistia sibirica P. Dorof.	1/0.2	—	2/0.4	60/5.1	5/0.8	40/3.9	—
Epipremnum cristatum P. Nikit.	3/0.5	18/1.8	3/0.5	5/0.4	—	6/0.6	—
E. microcristatum V. P. Nikit. et Arbuzova sp. nov.	8/1.3	5/0.5	2/0.4	4/0.3	—	—	1/0.1
E. cf. *ornatum* E. Reid et M. Chandl.	30/4.9	30/3	30/5.4	50/4.2	13/2.1	20/2	10/1.5
Aracispermum canaliculatum P. Nikit.	—	1/0.3	1/0.2	2/0.2	1/0.2	1/0.1	—
A. hippuriforme P. Nikit.	—	—	—	—	1/0.2	—	1/0.1
Sparganium tymense P. Dorof.	—	5/0.5	—	—	—	—	—
S. sibiricum (P. Nikit.) P. Dorof.	—	26/2.6	2/0.4	4/0.3	13/2.1	2/0.2	3/0.5
S. cf. *sibiricum* (P. Nikit.) P. Dorof.	3/0.5	4/0.4	—	1 обл.	—	—	—
S. monoloculare Arbuzova sp. nov.	—	2/0.2	—	1/0.1	1/0.2	3/0.3	—
S. gorbunovii P. Dorof.	1/0.2	8/0.8	10/1.8	8/0.7	3/0.5	—	—
Typha tavdensis P. Dorof.	1/0.2	—	—	10/0.8	2/0.3	—	8/1.2
T. tymensis P. Dorof.	—	—	—	24/2	—	3/0.3	10/1.5
Typha sp.	5/0.8	7/0.7	3/0.5	30/2.5	8/1.3	7/0.7	40/6.1
Spondiicarpum mettenii (Ung.) Mai	4 обл.	1	2 обл.	обл.	1	обл.	3
Carpolithus natans P. Nikit.	15	30	1	13	8	20	—
C. nitidus P. Nikit. ex P. Dorof.	2	9 обл.	3	1	1	9 обл.	—
C. semiglobosus P. Nikit.	12	40	18	30	11	14	10
C. siliculiformis P. Nikit.	5 обл.	—	9	12	8 обл.	5	—
C. multinervis P. Nikit.	—	—	1	3	—	1 обл.	—

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Виды	2	3	5	6	7	11	4
Carpolithus myricoides V. P. Nikit. et Arbuzova sp. nov.	—	1	—	—	—	—	—
C. spiniferus V. P. Nikit. et Arbuzova sp. nov.	2 обл.	—	—	—	—	—	—
Всего остатков	603	983	547	1146	598	1002	638

над новомихайловской, а также различия в соотношении жизненных форм и экологических групп во многом, очевидно, могут быть объяснены тафономическими причинами. Моно- или олиготопные комплексы из озерных и болотных осадков, в частности из бурых углей и буроугольных глин, развитых в отложениях новомихайловской свиты, отражают почти исключительно узколокальную фитоценологическую обстановку и поэтому почти всегда уступают по богатству таксономического состава политопным комплексам из аллювиальных отложений, составляющих лагернотомскую свиту.

Флора Лагерного Сада является наиболее изученной и самой богатой по систематическому составу из олигоценовых и миоценовых флор Западной Сибири. Наиболее близки к ней флоры Компасского Бора на р. Тым и д. Реженки на р. Большой Киргизке (Дорофеев, 1963). В совокупности все эти флоры с исчерпывающей полнотой характеризуют флору тургайского типа, существовавшую во второй половине раннего — в позднем олигоцене на территории южной части Западно-Сибирской равнины.

Автор признателен В. П. Никитину за предоставленный материал и консультации.

Работа выполнена благодаря поддержке грантов РФФИ № 96-04-49892 и № 96-04-63033, а также Grant 5369-94, the National Geographic Society, USA.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Горбунов М. Г. К стратиграфии третичных отложений в обнажении Лагерный Сад у г. Томска // ДАН СССР. 1971. Т. 196. № 5. С. 1167—1170.

Дорофеев П. И. Третичные флоры Западной Сибири. М.—Л., 1963. 346 с.

Мартынов В. А., *Балуева Г. А.*, *Панова Л. А.* Лагернотомская (лагерносадская) свита // Реш. и тр. межвед. совещания по доработке и уточнению унифиц. и корреляц. стратигр. схем Зап.-Сиб. низменности. Ч. 2. Тюмень, 1970. С. 118—121.

Никитин П. А. Семенная миоценовая флора у г. Томска // ДАН СССР. 1935. Т. 3 (8). № 3 (63). С. 133—136.

Никитин П. А. Аквитанская семенная флора Лагерного Сада (Томск). Томск, 1965. 119 с.

Никитин В. П. Флоры и растительность Западной Сибири в позднем палеогене и неогене // Палеоген и неоген Сибири. Новосибирск, 1978. С. 68—73.

Панова Л. А. Палеогеновые комплексы спор и пыльцы южной и центральной частей Западно-Сибирской низменности // Реш. и тр. межвед. стратигр. совещания по доработке и уточнению унифиц. и корреляц. стратигр. схем Зап.-Сиб. низменности. Ч. 2. Тюмень, 1970. С. 121—132.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 9 VII 1996

SUMMARY

The systematic composition of the flora has been identified on the basis of fresh collections of carpological remains from the Oligocene deposits of Lagerny Sad locality (Tomsk) and of revised material published earlier. As a result, a list of species has almost doubled as compared with previous data. The differences between two groups of successively changing individual assemblages of plants are considered; those assemblages correspond to the geological division of the Lagerny Sad cross-section into the Novomikhailovka Formation (Lower Oligocene) and Lagerny-Tomsk Formation (Upper Oligocene). Individual plant assemblages from the above formations differ in the ratio of ecological groups. A list reviewing the Lagerny-Tomsk flora is richer than that from the Novomikhailovka flora in its systematic composition, although it does not incorporate some plant forms established in the Novomikhailovka flora. Differences between the plant assemblages testify to the gradual changes in the flora in the southern section of Western Siberia at the Lower-Upper Oligocene boundary.

УДК 581.48 : 581.8 : 582.663

© В. Н. Тихомиров, Т. А. Федорова

СРАВНИТЕЛЬНАЯ АНАТОМИЯ СЕМЕННОЙ КОЖУРЫ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *AMARANTHUS* (*AMARANTHACEAE*)

V. N. TIKHOMIROV, T. A. FEDOROVA. THE COMPARATIVE ANATOMY OF THE SEED COAT IN THE REPRESENTATIVES OF THE GENUS *AMARANTHUS* (*AMARANTHACEAE*)

Приведены результаты анатомического исследования семенной кожуры 14 видов рода *Amaranthus*, произрастающих на территории бывшего СССР, полученные при помощи световой микроскопии. Семенная кожура формируется из наружного и внутреннего интегументов и представлена экзотестой и эндотегменом, между которыми сохраняются сильно сдавленные клетки эндотесты. Наружная эпидерма внутреннего интегумента полностью облитерируется. Сохраняются промежуточная и внутренняя кутикулы. Наружные стенки клеток экзотесты сильно утолщены и содержат своеобразные отложения дубильных веществ в виде «сталактитов». Вторичные оболочки клеток эндотегмена образуют ребристые утолщения, обусловливающие их параллельную исчерченность.

Для различения видов предложено в качестве основных признаков использовать форму и размер клеток, экзотесты и конфигурацию сталактитов, а в качестве дополнительных — толщину наружной периклинальной стенки и число сталактитов на единицу площади или на клетку.

Отмечена связь структуры семенной кожуры с положением плода в соцветии и условиями произрастания растения.

В рамках монографической обработки рода *Amaranthus* L. для выявления таксономически значимых признаков была изучена анатомия семенной кожуры представителей рода, встречающихся на территории бывшего СССР. Имеющаяся по этому вопросу литература скудна. Общие данные о строении семенной кожуры (СК) амарантов приведены в работе A. Meunier (1890), где для обозначения своеобразных отложений дубильных веществ во вторичных оболочках наружных периклинальных стенок клеток экзотесты был предложен термин «сталактиты» (stalaktiten). Признавая близость семейств *Amaranthaceae* и *Chenopodiaceae* по строению семени, F. Netolitzky (1926) описал семена некоторых видов *Atriplex* L. и *Chenopodium* L., отметив 2 двухслойных интегумента, экзотестальную СК, формирование в зрелых клетках экзотесты сталактитов (рис. 1, *1—3*), кольцевой зародыш, перисперм и некоторые другие признаки. T. Kowal (1954) впервые привел объемное изображение семенной кожуры в роде *Amaranthus* (рис. 1, *4*), дающее представление о структуре, видимой в световой микроскоп, и ее природе; он также указал на образование сталактитов в утолщенных стенках клеток экзотесты. Для выделения секции *Puncticulatae* им были использованы такие признаки, как расположение и форма рубчика и микропиле, характер поверхности семени, мощность утолщения наружной периклинальной стенки экзотестальной клетки, число сталактитов в ней и др. E. Corner (1976) также подтвердил сходство семян амарантовых и маревых по анатомической структуре.

Первое морфологическое исследование семенной кожуры амарантов (*A. cruentus*) с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) выполнили D. W. Irving с соавт. (1981). K. Klopfer и J. Robel (1989a, b) с помощью того же метода изучили бо́льшее число видов. В описаниях семян по каждому из 19 видов ими были отмечены значительная толщина тесты, число сталактитов на единицу площади, но структура СК документирована только для 2 видов (*A. chlorostachys*, *A. caudatus*) (рис. 1, *5—7*).

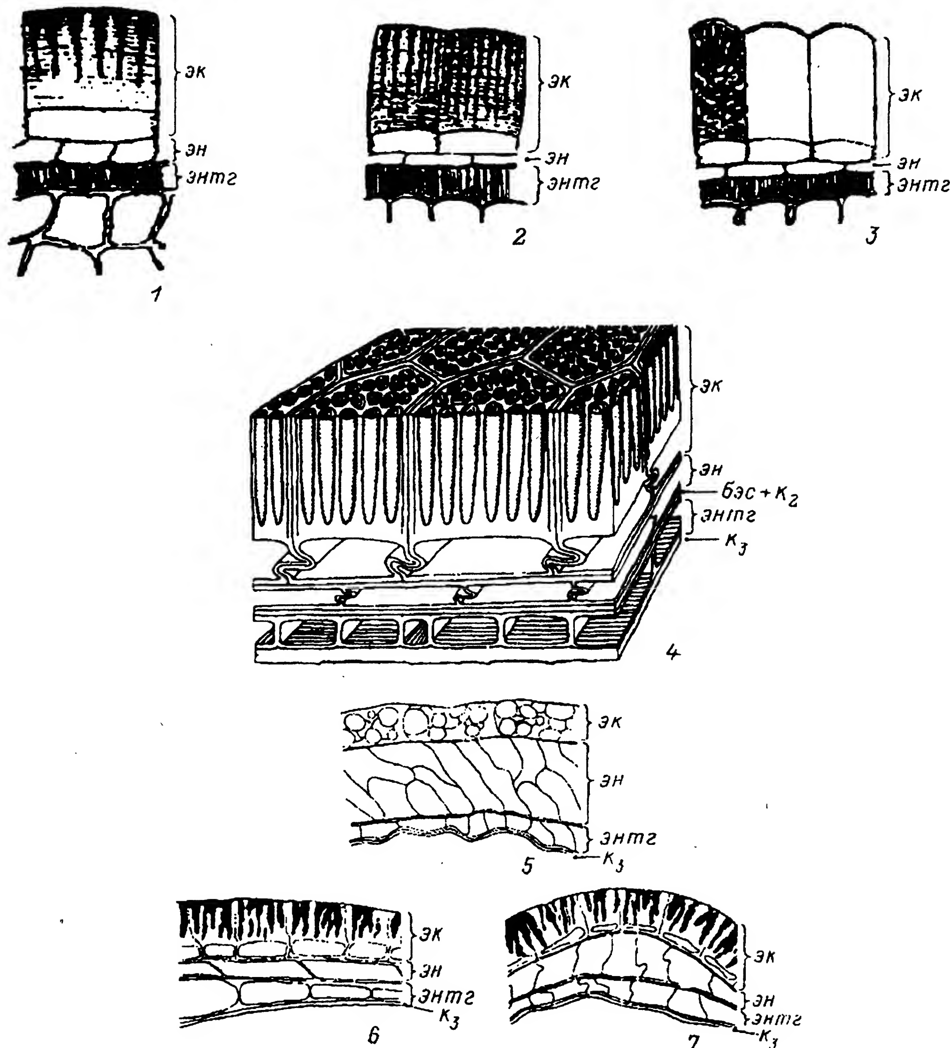


Рис. 1. Анатомическая структура семенной кожуры некоторых представителей *Centrospermae*.

1 — *Atriplex hortensis*, *2* — *Chenopodium hybridum*, *3* — *C. bonus-henricus* (Netolitzky, 1926), *4* — объемная реконструкция семенной кожуры *Amaranthus* (Kowal, 1954), *5* — *Amaranthus caudatus* var. *caudatus*, *6* — *A. caudatus* var. *alopecurus*, *7* — *A. chlorostachys* var. *chlorostachys* (Klopfer, Robel, 1989б); *8* — *Montia rivularis*, *9* — *Calandrinia grandiflora*, *10* — *Talinum patens* (Плиско, 1991), *11* — *Pereskia sacharosa*, *12* — *P. grandiflora* (Вышенская, 1991); *13* — *Basella rubra* (Федотова, 1991); *14* — *Sauvagesia erecta* (Немирович-Данченко, 1991). *бэс* — бесструктурный экзотегминальный слой; $к_2$ — промежуточная кутикула; $к_3$ — внутренняя кутикула; *эк* — экзотеста; *эктг* — экзотегмен; *эн* — эндотеста; *энтг* — эндотегмен.

Авторы подчеркнули, что признаки анатомии семени константны и имеют таксономическое значение. Индийские исследователи Aruna Pal с соавт. (1990) изучили развитие и структуру семян *A. hypochondriacus* и его дикого предка *A. hybridus*, описав структуру семенной кожуры каждого вида и их отличительные особенности.

Морфология семени и анатомия СК в сем. *Amaranthaceae* подробно описаны А. А. Бутник и У. Н. Жапаковой (1991). В многотомной сводке «Сравнительная анатомия семян» приведены материалы, позволяющие ориентироваться при сравнении гомологичных признаков близкородственных таксонов и выявить не отмеченные ранее черты сходства и различия между представителями разных семейств подкласса

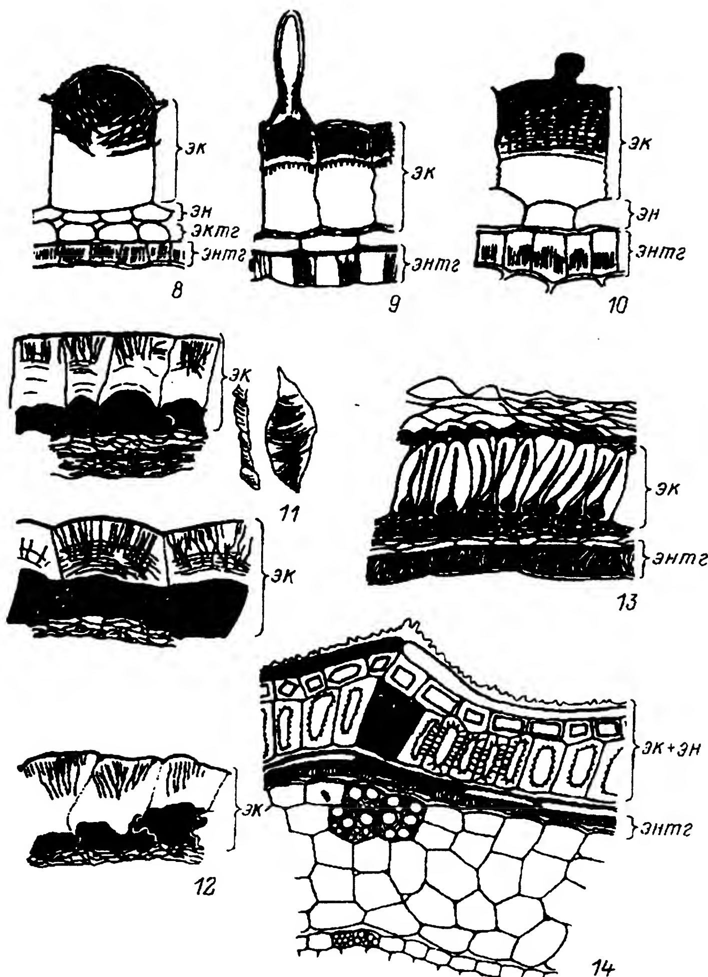


Рис. 1 (*продолжение*).

Caryophyllidae (рис. 1, *8—13*) и некоторыми представителями семейств, не родственных амарантовым (рис. 1, *14*).

Краткая сравнительная характеристика семенной кожуры родов *Amaranthus* и *Atriplex* дана в работе Г. М. Камаевой и Н. Ф. Шатуновой (1981). На основании полученных данных авторы подтверждают родство амарантовых с маревыми (с подсем. *Chenopodioideae*). Было изучено и описано развитие зародыша, эндосперма и СК у *A. cruentus* (Салахова и др., 1992).

Материал и методика

Исследована анатомия СК зрелых семян 14 видов рода *Amaranthus*.

Subgenus *Amaranthus*.

Sect. *Amaranthus*: *A. caudatus* L., *A. cruentus* L., *A. hybridus* L., *A. powellii* S. Wats., *A. retroflexus* L., *A. spinosus* L.

Sect. *Blitopsis*: *A. albus* L., *A. blitoides* S. Wats., *A. blitum* L., *A. crispus* (Lesp. et Thev.) N. Terrac., *A. deflexus* L., *A. graecizans* L., *A. sylvestris* Vill.

Subgenus *Acnida*. *A. palmerii* S. Wats.

Места сбора и источники получения материала приведены в первой части работы (Тихомиров, Федорова, 1996). Для анатомического изучения семена предварительно размягчали в смеси воды, глицерина и спирта (1 : 1 : 1). Срезы, сделанные от руки, заключали в глицерин. Рисунки поперечных срезов СК выполнены при одинаковом увеличении (× 400) с помощью рисовального аппарата РА-1.

Для выяснения природы веществ, откладывающихся в толще наружной периклинальной стенки клеток экзотесты в виде темных сталактитов, и веществ, заполняющих промежутки между ними, срезы обрабатывали раствором треххлористого железа ($FeCl_3$), позволяющим обнаружить дубильные вещества, и водным раствором красного рутения, выявляющим пектиновые вещества (Прозина, 1960).

Топографическая гетероспермия описана на примере *A. retroflexus*.

Результаты и их обсуждение

Семенная кожура зрелого семени видов рода *Amaranthus* плотная, толстая, скорлупообразная, сформирована 2 двухслойными интегументами. Ее толщина варьирует от 24—45 до 100 мкм у *A. blitoides*. Микропилярная область семени образована только внутренним интегументом, представленным в этой части 4—5 слоями клеток с утолщенными оболочками, располагающихся в виде палисады.

Размеры клеток экзотесты, развивающейся из наружной эпидермы наружного интегумента, последовательно уменьшаются от спинки-антирафе к боковым поверхностям и микропиле. В процессе формирования СК в клетках экзотесты происходит сильное вторичное утолщение наружных периклинальных стенок. В толще стенок, состоящих из пектинов, связанных с целлюлозой, откладываются дубильные вещества. Скопления дубильных веществ в виде сталактитов видны только в наружной периклинальной стенке клеточной оболочки. Klopfer и Robel (1989a, b) считают, что число сталактитов в периклинальной стенке оболочки клетки постоянно для вида, однако, по данным Kowal (1954), оно может варьировать. Сталактиты представляют собой короткие или длинные, толстые или тонкие структуры, обычно утолщенные на свободных концах. Полость, сначала занимавшая весь объем клетки, по мере утолщения вторичной оболочки постепенно сужается и заполняется дубильными веществами.

Эндотеста состоит из относительно мелких, бесцветных и тонкостенных клеток. В зрелых семенах они обычно немного сдавлены.

Между эндотестой и экзотегменом находится промежуточная кутикула. По данным Камаевой и Шатуновой (1981), она может достигать 4 мкм в толщину. Клетки экзотегмена сильно сдавливаются и облитерируются. Они заметны в виде бесструктурного светлого слоя. Светло-коричневый эндотегминальный слой состоит из клеток, полости которых заполнены дубильными веществами. Стенки клеток эндотегмена блестящие, с параллельной или дугообразно параллельной исчерченностью, обусловленной наличием частых гребневидных утолщений вторичной оболочки. В разных клетках эндотегминального слоя одного вида утолщения ориентированы по-разному (рис. 2), а плотность исчерченности, т. е. расстояние между гребнями, зависит от степени деформации клеток, уменьшения полости клеток и сжатия оболочек по мере созревания семени.

Эндотегмен подстилается внутренней кутикулой, отделяющей остатки нуцеллуса и зародыш от СК.

Из признаков СК, которые могут обсуждаться в качестве таксономических, внимания заслуживают особенности строения экзотесты и эндотегмена, однако обнаруженная у представителей рода *Amaranthus* топографическая гетероспермия ограничивает значимость некоторых признаков для таксономии. Система цветоносных осей представителей рода *Amaranthus* состоит из терминального и боковых (паракладиев) фрондозных или брактеозных тирсов. Анатомическое строение СК зависит от положения плода в этом соцветии. Плоды с семенами, имеющими наиболее

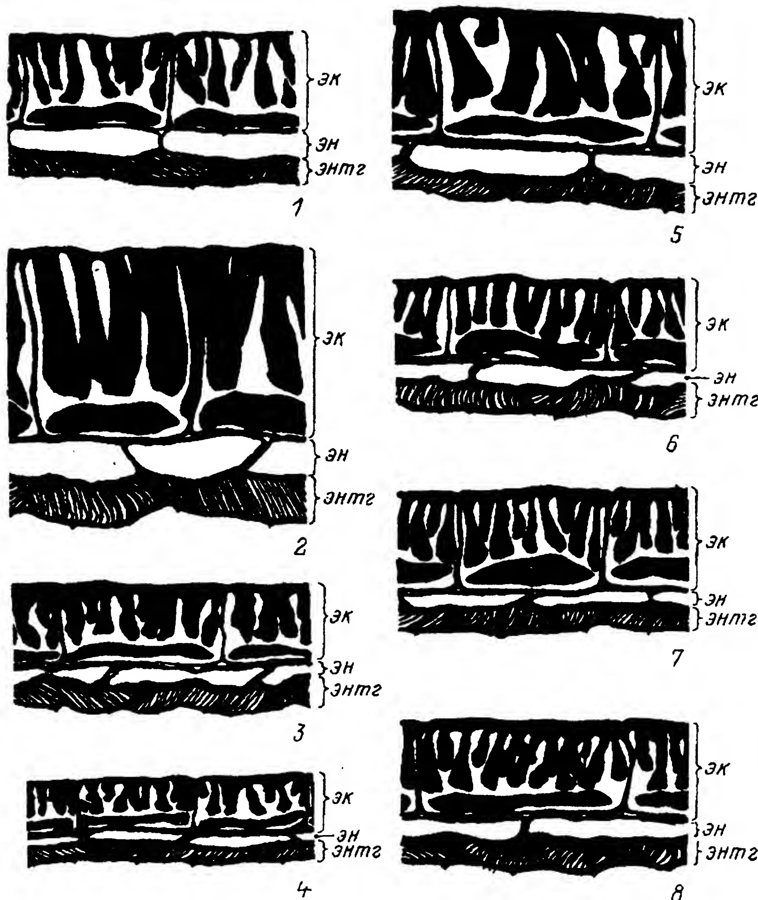


Рис. 2. Строение семенной кожуры некоторых видов *Amaranthus*.

1 — *A. blitoides*, *2* — *A. sylvestris*, *3* — *A. deflexus*, *4* — *A. blitum*, *5* — *A. albus*, *6* — *A. hybridus*, *7* — *A. retroflexus*, *8* — *A. powellii*. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабная линейка — 20 мкм.

толстую наружную периклинальную стенку клеток экзотесты, со множеством сталактитов, более толстых и длинных и более плотно расположенных, образуются в базальных частях терминального и боковых тирсов. Ближе к верхушке терминального тирса располагаются плоды, имеющие семена с более тонкой СК и немногочисленными сталактитами. У семян из плодов базальной части терминального тирса СК толще, чем у семян из плодов базальной части боковых тирсов.

Различия в структуре СК зависят не только от положения плода, но и от условий произрастания растения. Так, у семян *A. retroflexus*, собранных с растений, произрастающих в аридных условиях (Волгоградская обл., Туапсинский р-н), наружная стенка оболочки клеток экзотесты значительно толще, чем у семян этого же вида из более влажных местообитаний (Москва, Ботанический сад МГУ). На видовом уровне такие признаки, как число сталактитов, приходящихся на 1 клетку, и толщина наружной периклинальной стенки клеток экзотесты, следует использовать с осторожностью, так как они зависят и от условий произрастания растения. Таким образом, для различения видов важно брать семена для исследования из определенной части растения и по крайней мере из сходных местообитаний.

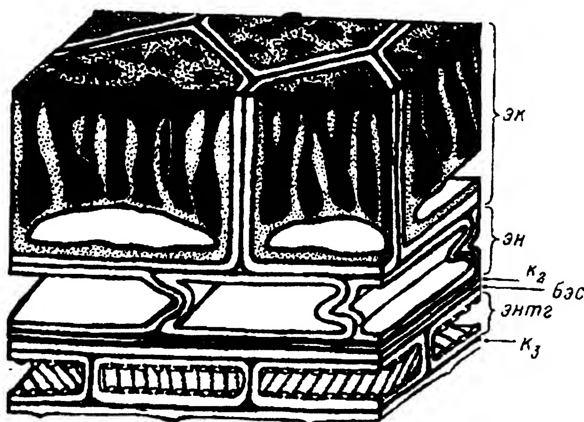


Рис. 3. Фрагмент объемной реконструкции семенной кожуры рода *Amaranthus*. Обозначения те же, что и на рис. 1.

Форма, размер клеток экзотесты и конфигурация сталактитов являются более надежными признаками для различения исследованных видов. Самые крупные клетки экзотесты отмечены у *A. blitoides* (рис. 2, *1*) и *A. sylvestris* (рис. 2, *2*). Сравнительно мелкие клетки экзотесты характерны для *A. deflexus* (рис. 2, *3*). Сталактиты с сильно утолщенной дистальной частью свойственны *A. blitum* (рис. 2, *4*). Несколько более разрежены сталактиты у *A. albus* (рис. 2, *5*). Максимальная густота сталактитов отмечена преимущественно у видов секции *Amaranthus*: *A. hybridus*, *A. retroflexus*, *A. powellii* (рис. 2, *6—8*). Из вышесказанного следует, что по строению клеток экзотесты структура СК в секции *Amaranthus* более однородна, чем в секции *Blitopsis*. Многие исследователи (Rafinesque, 1836; Moquin-Tandon, 1849; Fiori, Paoletti, 1896—1898; Thellung, 1919; Sauer, 1950, 1967; Kowal, 1954; Brenan, 1961; Kovachev, 1965; Ковачев, 1968; Carretero, 1985) отмечали очевидную гетерогенность последней секции и даже предпринимали попытки ее разделения. Но, как правило, диагнозы выделяемых секций содержали 1—2, редко большее число признаков, а число видов, включенных в систему, было ограничено (15—20). К тому же изучались виды, произрастающие или культивируемые в Европе, а редкие и эндемичные виды Центральной, Южной, Северной Америки, Австралии, островов Карибского бассейна не учитывались, и поэтому до сих пор трудно установить их место в предложенных системах.

Таким образом, специализация СК у представителей рода *Amaranthus* выражается в сокращении слоев клеток до 3 в результате полного разрушения наружной эпидермы внутреннего интегумента, сдавливания и частичной облитерации клеток эндотестального слоя и клеток эндотегмена. Параллельно существенную трансформацию претерпевает экзотеста: наружные периклинальные стенки ее клеток утолщаются, а в их толще откладываются дубильные вещества в виде сталактитов (рис. 3). Бесцветный слой, представленный клетками эндотесты, в зрелых семенах сохраняется, его полной дегенерации не происходит. Район рубчика и микропиле формируется внутренним интегументом, клетки которого располагаются в виде палисады.

Число сталактитов и толщина наружной периклинальной стенки клеток экзотесты не могут служить надежными признаками для различения видов.

Вместе с тем своеобразные отложения дубильных веществ в виде сталактитов можно использовать для уточнения филогенетических взаимоотношений семейств, объединяемых в подкласс *Caryophyelidae*, и выявления сходных по этому признаку таксонов. Так, в сем. *Chenopodiaceae* сталактиты известны давно (Netolitzky, 1926; Попова, Камаева, 1977; Камаева, Шатунова, 1981). Близость *Chenopodiaceae* и *Amaranthaceae* очевидна и по совокупности других признаков, поэтому их родство

сомнению не подвергается. Интересной особенностью обладают клетки экзотесты семян некоторых *Portulacaceae*. В наружных периклинальных стенках клеток экзотесты *Montia fontana* (*M. rivularis*) (рис. 1, *8*) имеются двуслойные утолщения: наружный слой оболочек радиально исчерчен, внутренний имеет отложения наподобие сталактитов, направленных к центру клетки; у *Calandrinia grandiflora* исчерченность оболочек решетчатая (сетчатая) (рис. 1, *9*); у *Talinum patens* исчерченность стенки продольная и имеются темные включения, напоминающие сталактиты (рис. 1, *10*) (Плиско, 1991). Клетки экзотесты зрелого семени *Pereskioideae* (*Cactaceae*) имеют очень толстые наружные стенки; в оболочках и полостях откладываются красно-коричневые дубильные вещества, толща клеточных стенок структурирована радиальными тяжами или исчерченностью (рис. 1, *11*, *12*) (Вышенская, 1991). У других кактусовых этого отмечено не было. Таким образом, по характеру включений дубильных веществ в СК семейства *Portulacaceae*, *Cactaceae* (подсем. *Pereskioideae*) и *Amaranthaceae* обнаруживают определенное сходство.

Важный признак организации эндотегмена СК у *Amaranthus* — параллельная исчерченность клеточных стенок, плотность которой зависит от степени сжатия клеточных оболочек. Этот признак свойствен представителям многих, хотя и не всех сем. *Centrospermae* (Netolitzky, 1926; Kowal, 1954). У *Portulacaceae* в целом тегмен не специализирован, но у некоторых видов (*Montia rivularis* (рис. 1, *8*), *Calandrinia grandiflora* (рис. 1, *9*), *C. caulescens*, *Talinum patens* (рис. 1, *10*), виды рода *Portulaca*) в клетках эндотегмена на радиальных стенках развиваются утолщения, образующие параллельные полосы (Netolitzky, 1926). В сем. *Tetragoniaceae* семена эндотегминальные, где прочность СК обеспечивается эндотегменом. На радиальных стенках клеток эндотегмена образуются фиброзные вторичные утолщения, переходящие на тангенциальные стенки (*Tetragonia expansa*) (Netolitzky, 1926). Эндотегмен в зрелых семенах *Limeum indicum* (*Molluginaceae*) накапливает дубильные вещества и развивает на радиальных и тангенциальных стенках фиброзные утолщения (Narayana, Jain, 1962). У *Pereskia sacharosa* (рис. 1, *11*) под несколькими слоями разрушающихся тонкостенных клеток лежит коричневый трахеидальный слой толщиной в одну клетку, стенки его клеток очень тонко исчерчены за счет узких ленточных утолщений (Вышенская, 1991). Этот слой с уверенностью можно считать эндотегменом. Исчерченность эндотегминального слоя была отмечена и у *Mesembryanthemum cordifolium* (*Aizoaceae*) (Netolitzky, 1926). У *Mirabilis jalapa* (*Nyctaginaceae*) в слое, граничащем с эпидермой перисперма, наблюдалась отчетливая полосатость за счет наличия радиальных клеточных утолщений оболочки (Netolitzky, 1926). У некоторых видов сем. *Didiereaceae* (*Alluaudia ascendens*, *Didierea mirabilis*) СК имеет сходное строение также за счет приобретения клетками эндотегмена радиальной исчерченности в результате появления характерных утолщений оболочки (Perrot, Guerin, 1903). Для СК представителей *Basellaceae* (*Basella rubra*) (рис. 1, *13*) характерен тегминальный слой со светлыми блестящими утолщениями оболочек в виде близко расположенных полос (Федотова, 1991). В сем. *Caryophyllaceae* (*Saponaria ocymoides*, *S. officinalis*, *Tunica prolifera*, виды родов *Agrostemma*, *Vaccaria*) клеточные оболочки эндотегминального слоя СК имеют утолщения в виде полос (Netolitzky, 1926; Kemenes, 1926; Corner, 1976). В сем. *Chenopodiaceae* исчерченность оболочек клеток эндотегминального слоя СК встречается у многих таксонов, в том числе у видов родов *Atriplex* и *Chenopodium* (рис. 1, *1—3*) (Netolitzky, 1926; Corner, 1976). Netolitzky (1926) отметил, что исчерченность стенки эндотегмена встречается у представителей семейств *Piperaceae*, *Leitneriaceae*, *Ranunculaceae*, *Resedaceae*, *Papaveraceae*, *Capparidaceae*, *Brassicaceae*, *Bixaceae*, *Geraniaceae*, *Euphorbiaceae*, *Linaceae*, *Rutaceae*, *Zygophyllaceae*, *Anacardiaceae*, *Sapindaceae*, *Vitaceae*, *Thymelaeaceae*, порядка *Malvales*. Радиальные стенки клеток эндотегмена СК у *Tetracera indica* (*Dilleniaceae*) имеют слабые вертикальные утолщения (Вышенская, Оганезова, 1991). Для СК *Sauvagesia erecta* (*Sauvagesiaceae*) отмечен экзотегминальный слой из тонкостенных клеток типа коротких гидроцитов с характерной радиальной исчерченностью (рис. 1, *14*) (Немирович-Данченко, 1991). Вероятно, параллельные утолщения оболочек

клеток эндотегмена СК, обусловливающие их исчерченность, у большинства вышеназванных семейств, не родственных амарантовым, возникли независимо и представляют пример конвергентного сходства, что существенно снижает эволюционно-таксономическую значимость этого признака.

Заключение

Происхождение и структура экзотестальной СК у всех изученных представителей рода *Amaranthus* едины и являются константным родовым признаком. По строению экзотесты секция *Amaranthus* однородна, что указывает на ее естественность. В секции *Blitopsis* структура экзотесты более разнообразна. Ряд признаков экзотесты (форма и размер клеток, форма сталактитов) могут служить важными устойчивыми диагностическими признаками видов. Такие признаки экзотестальных клеток, как толщина наружной периклинальной стенки и число сталактитов на клетку, зависят от топографического положения плодов на растении и от условий произрастания. Оригинальный и редкий характер отложения дубильных веществ в виде сталактитов сходен у *Amaranthaceae*, *Chenopodiaceae* и *Portulacaceae* и может свидетельствовать о родстве этих семейств.

Параллельные утолщения оболочек клеток эндотегмена, по-видимому, возникали независимо в разных таксонах покрытосеменных, не связанных родством, и могут расцениваться как конвергентные образования.

Авторы благодарят проф. Л. И. Лотову и проф. А. П. Меликяна за консультации, высказанные замечания и советы, Т. А. Федотову (БИН РАН) за помощь при подготовке рукописи к печати.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бутник А. А., Жапакова У. Н. Семейство *Amaranthaceae* // Сравнительная анатомия семян. Л., 1991. Т. 3. Двудольные. С. 74—77.

Вышенская Т. Д. Семейство *Cactaceae* // Там же. С. 41—57.

Вышенская Т. Д., Оганезова Г. Г. Семейство *Dilleniaceae* // Там же. С. 163—171.

Камаева Г. М., Шатунова Н. Ф. Морфология плодов и семян. Сравнительная характеристика спермодермы родов *Amaranthus* L. и *Atriplex* L. // Морфологическая эволюция высших растений. М., 1981. С. 51—52.

Ковачев Ив. Нов принос върху систематиката на рода Amaranthus L. // Научни тр. Висш. селскостоп. ин-т «В. Коларов». Пловдив, 1968. Т. 17. № 1. С. 203—204.

Немирович-Данченко Е. Н. Семейство *Sauvagesiaceae* // Сравнительная анатомия семян. Л., 1991. Т. 3. Двудольные. С. 221—224.

Плиско М. А. Семейство *Portulacaceae* // Там же. С. 28—33.

Попова Л. Н., Камаева Г. М. Морфолого-анатомические особенности семян и плодов рода *Atriplex* L. // Актуальные вопросы современной ботаники. Киев, 1977. С. 124—126.

Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М., 1960. 206 с.

Салахова Г. Б., Иванова О. Г., Чернов И. А. Развитие зародыша, эндосперма и семенной кожуры у *Amaranthus cruentus* (*Amaranthaceae*) в условиях интродукции // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 3. С. 31—36.

Тихомиров В. Н., Федорова Т. А. Морфологическое исследование семян представителей рода *Amaranthus* (*Amaranthaceae*) // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 11. С. 54—62.

Федотова Т. А. Семейство *Basellaceae* // Сравнительная анатомия семян. Л., 1991. Т. 3. Двудольные. С. 34—39.

Brenan J. P. M. *Amaranthus* in Britain // Watsonia. 1961. Vol. 4. N 6. P. 261—280.

Carretero J. L. Consideraciones sobre las amarantaceas ibericas // An. Jard. Bot. Madrid. 1984 publ. 1985. Vol. 41. N 2. P. 271—286.

Corner E. J. H. The seeds of Dicotyledons. Vol. 1. Cambridge, 1976. 311 p.

Fiori A., Paoletti G. Flora analitica d'Italia. Vol. 1. Padova, 1896—1898. 607 s.

Irving D. W., Betschart A. A., Saunders R. M. Morphological studies on *Amaranthus cruentus* // J. Fd Sci. 1981. Vol. 46. P. 1170—1174.

Kemenes B. Vergleichende Daten zur inneren Morphologie der Caryophyllaceen. Samenschale

mit besonderer Berucksichtigung der Silenoideae // Bot. Kozlemenyek. Budapest, 1926. Bd 23. Hf. 4. S. 22—27.

Klopfer K., *Robel J.* Bertrage zur systematik, morphologie und anatomie der Gattung *Amaranthus* L. // Gleditschia. 1989a. Bd 17. Hf. 1. S. 3—21.

Klopfer K., *Robel J.* Bertrage zur systematik, morphologie und anatomie der Gattung *Amaranthus* L. // Gleditschia. 1989b. Bd 17. Hf. 2. S. 171—182.

Kovachev I. On the system of genus *Amaranthus* L. // Доклады Болгарской академии наук. 1965. T. 18. N 7. C. 647—650.

Kowal T. Cechy morfologiezue: anatomiczne nasion rodzaj u *Amaranthus* L. oraz // Monographiae botanicae. 1954. Vol. 2. P. 162—193.

Martin A. C. The comparative internal morphology of seeds // Amer. Midl. Nat. 1946. Vol. 36. N 3. P. 564—565.

Meunier A. Les teguments seminaux des Cyclospermees // La Cellule. 1890. T. 6.

Moquin-Tandon A. Amaranthaceae // Alph. De Candolle. Prodromus systematic naturalis regni vegetabilis. Parisiis, 1849. P. 13. Sect. 2. P. 231—424.

Narayana H. S., *Jain K.* A contribution to the embryology of *Limeum indicum* // Lloydia. 1926. Vol. 25. N 2.

Netolitzky F. Anatomie der Angiospermen-Samen // Handbuch der Pflanzenanatomie. Berlin, 1926. Bd 10. Hf. 14. S. 109—112.

Pal A., *Singh R. P.*, *Pal M.* Development and structure of seeds in *Amaranthus hypochondriacus* L. and its wild progenitor *A. hybridus* L. // Phytomorphology. 1990. Vol. 40. N 1—2. P. 145—150.

Perrot E., *Guerin P.* Les *Didiera* de Madagascar. Historique, morphologie externe et interne, developpement // J. Bot. Paris. 1903. T. 17. N 8—9.

Rafinesque C. S. Flora Telluriana. Vol. 1. Part 3. Philadelphia, 1836. 100 p.

Sauer J. D. The grain *Amaranthus*: a survey of their history and classification // Ann. Missouri Bot. Gard. 1950. Vol. 37. N 4. P. 561—619.

Sauer J. D. The grain *Amaranthus* and their relatives: a revised taxonomic and geographic survey // Ann. Missouri Bot. Gard. 1967. Vol. 54. N 2. P. 103—137.

Thellung A. Amaranthaceae // P. Ascherson, P. Graebner. Synopsis der Mitteleuropaischen Flora. Leipzig, 1919. Bd 5, 6. Abt. 1. S. 225—356.

Московский государственный
университет им. М. В. Ломоносова

Получено 15 II 1996

SUMMARY

Seeds of 14 species of the genus *Amaranthus* growing on the territory of the former USSR were anatomically studied using light microscopy. The seed coat is reveald to be formed from the outer and inner integuments and consists of exotesta and endotegmen separated by highly squeezed endotesta. The outer epidermal cells of the inner integument are completely desintegrated. Interstitial and inner cuticles remain unchanged. The outer walls of exotesta cells are markedly thickened. Peculiar deposits of tannins are present («stalactites»). Secondary walls of the endotegmen cells from thickened ridges appearing as a parellel striations. Perspectives for the application of these results in taxonomic classification are discussed.

УДК 581.3 : 582.677.4

© О. П. Камелина

ДОПОЛНЕНИЯ К ЭМБРИОЛОГИИ СЕМЕЙСТВ *LACTORIDACEAE* И *FOUQUIERIACEAE*

O. P. KAMELINA. AN ADDITION TO THE EMBRYOLOGY OF *LACTORIDACEAE* AND *FOUQUIERIACEAE*

По результатам исследования развития пыльника и пыльцевого зерна у представителей семейств *Lactoridaceae* и *Fouquieriaceae* их эмбриологические характеристики дополнены признаками мужских эмбриональных структур. Внесены некоторые коррективы в описания структур семяпочки. Предложено рассматривать тип развития эндосперма в обоих семействах как тубифлоральный. По комплексу эмбриологических признаков каждое изученное семейство резко отличается от тех семейств, с которыми их сближали, и заслуживает ранга отдельного порядка.

Монотипное сем. *Lactoridaceae*, представленное одним эндемичным видом *Lactoris fernandeziana*, до недавнего времени было изучено недостаточно, о чем свидетельствует его эмбриологическая характеристика, представленная в первом томе «Сравнительной эмбриологии цветковых растений» (Фрейберг, 1981). В последнее время появилась работа, довольно полно освещающая процессы мегаспорогенеза, развития зародышевого мешка и эндосперма (Tobe et al., 1993). Однако развитие пыльника, микроспорогенез и микрогаметогенез в этой работе не отражены, а имеющиеся по ним сведения фрагментарны.

Наши исследования позволяют дополнить эмбриологическую характеристику сем. *Lactoridaceae* признаками мужских и частично женских эмбриональных структур, не указанными ранее, а в ряде случаев вносят коррективы в имеющиеся данные.

Сем. *Fouquieriaceae* также было недостаточно изученным, в его характеристике отсутствовали данные о развитии пыльника и пыльцы (Камелина, 1983б). Материалы исследования 2 видов этого семейства были использованы при сравнительно-эмбриологическом анализе порядка *Tamaricales* (Камелина, 1991) и более полно представлены в настоящей статье.

Оба исследованных семейства относятся к таксонам, чье положение в филогенетической системе цветковых растений, ранг и родственные связи не могут считаться окончательно установленными.

Материал и методика

Исследованные виды. *Lactoris fernandeziana* — эндемик о-ва Робинзон Крузо из группы о-вов Хуан-Фернандес. Это небольшой сильно разветвленный кустарник горных влажных лесов, листья очередные, мелкие, с прилистниками; цветки мелкие, безлепестные, с прицветниками, собраны в редуцированные пазушные соцветия. Чашелистиков 3, свободных, пленчатых, черепитчатых. Тычинок 6 в 2 кругах. Гинецей состоит из 3 плодолистиков, сросшихся в нижней части, с 6—8 семяпочками в каждом плодолистике, расположенных в 2 вертикальных рядах. Плод — многолистовка. Семена продолговатые, с пленчатой сетчатой кожурой (Тахтаджян, 1980). Поверхность листьев и всех частей цветка покрыта мелкими 1-клеточными бурыми волосками.

Fouquieria purpusii и *F. formosa* (фрагментарно) — представители эндемичного семейства (юго-запад США, западная Мексика). Это ксерофильные колючие кустарники или небольшие деревья, с разными листьями. Одни листья — очередные цельнокрайные, голые, с длинным не опадающим черешком, превращающимся в колючку после опадения листьев, другие — сидячие, в пучках по 2—6. Цветки в верхушечных метелках, обоеполые, с 3 крупными пленчатыми прицветниками. Чашелистиков 5, свободных, неравных; лепестков 5, сросшихся в довольно длинную трубку, с 5 черепитчатыми долями. Тычинок 10 в 2 кругах (4+6). Гинецей состоит из 3 плодолистиков, с неполными перегородками, образованными интрузивными плацентами, несущими по 4—6 семяпочек. Плод — локулицидная коробочка, раскрывающаяся 3 створками с мелкими, крылатыми плоскими семенами (Попова, 1981). Цветок и все его элементы у *F. purpusii* значительно крупнее, чем у *F. formosa*.

Материал для исследования, любезно предоставленный А. Л. Тахтаджяном, за что я ему чрезвычайно признательна, фиксировали в FAA (*Lactoris* — Portezuelo de villarge Masatierra, Juan Fernandez-Islands. 23 XII 1965; *Fouquieria* — Мексика), обрабатывали по общепринятой методике с тройной окраской постоянных препаратов (Камелина и др., 1992).

Результаты исследования и их обсуждение

Lactoris fernandeziana (*Lactoridaceae*)

Пыльник, пыльцевое зерно. Пыльник тетраспорангиатный (4-гнездный), широкий, базально прикреплен на короткой тычиночной нити. Гнезда объединены попарно в 2 теках, которые отстоят друг от друга, раздвинуты не очень массивным тонкослойным связником, в центре которого проходит один проводящий пучок (табл. I, *1*). Имеется надсвзязник, незначительно выступающий над гнездами, клетки эпидермы которого заполнены танинами (табл. I, *2*). Все гнезда расположены на абаксиальной стороне пыльника, в теках они разделены тонкой перегородкой, которая разрушается перед самым вскрытием пыльника. Вскрываются пыльники экстрорзно продольными щелями.

Формирование стенки гнезда пыльника происходит по типу двудольных, центробежно. Сформированная стенка состоит из 4 слоев: эпидермы, эндотеция, среднего слоя и тапетума. Тапетум клеточный (секреторный) с орбикулами, морфологически однородный, с 2-ядерными клетками. Средний слой эфемерный, разрушается до образования генеративной клетки в пыльцевом зерне. Эндотеций с увеличенными клетками, оболочки которых утолщены и имеют фиброзные пояски (табл. I, *3*). Эпидерма в районе гнезд в молодом пыльнике представлена плоскими клетками, которые к созреванию и моменту вскрывания пыльника сжимаются и в зрелом пыльнике не присутствуют. Стенка гнезда зрелого пыльника, таким образом, представлена эндотецием с тонкой кутикулой, оставшейся от эпидермы. Фиброзные утолщения имеются только в эндотеции, т. е. в стенке пыльника с наружной стороны гнезд (табл. I, *1*). Спорогенная ткань многослойная. Формирование тетрад микроспор происходит по симультанному типу, тетрады микроспор тетраэдральные, в каллозных оболочках. Положение в тетрадах сохраняют и микроспоры, и пыльцевые зерна на протяжении всего развития, в течение которого происходит замена каллозной оболочки на оболочки пыльцевого зерна. Генеративная клетка в пыльцевых зернах одной тетрады не занимает фиксированного (одинакового) положения, как это имеет место у других видов с тетрадной пыльцой. Спермиогенез происходит в пыльцевом зерне, находящемся в пыльнике. Зрелые пыльцевые зерна 3-клеточные. Вегетативная клетка заполнена крахмалом и танинами, содержит лопастное некрупное ядро. Спермии округлые, с тонким слоем плотной цитоплазмы, расположены рядом с ядром вегетативной клетки.

Семяпочка, зародышевый мешок. В отношении женских эмбриональных структур дополнения касаются строения семяпочки. В ней четко выделяется

гипостаза, о наличии которой было высказано сомнение (Tobe et al., 1993). Гипостаза представлена структурой чашевидной формы из группы мелких клеток с плотной цитоплазмой, расположенной под зародышевым мешком (табл. I, *4*). Кроме того, трудно согласиться с тем, что интегументальный тапетум в семяпочке у этого вида не является типичным и не имеет важного значения в ее трофике. В семяпочке со зрелым зародышевым мешком интегументальный тапетум представлен очень крупными клетками с плотной цитоплазмой, в которой содержится значительное количество пластид с зернами крахмала, и настолько отличается от остальных слоев интегументов, что сомневаться в его типичности не приходится (табл. I, *4*).

Характеристики остальных признаков женских эмбриональных структур согласуются с описанными ранее (Bouman, 1971; Tobe et al., 1993). Так, семяпочка *Lactoris* анатропная, на коротком фуникулусе, с 2 тонкими интегументами (3-слойным внутренним и 2-слойным наружным), с интегументальным тапетумом, с прямым микропиле, сформированным внутренним интегументом, тенуинуцеллятная (или псевдокрасинуцеллятная в понимании G. Davis (1966), так как в нуцеллусе не формируется париетальная ткань, но образуется 2—4-слойный нуцеллярный колпачок), с проводящим пучком, доходящим до халазы. Археспорий 1-клеточный, тетрада мегаспор линейная (H. Tobe с соавт. (1993) отмечали и T-образную тетраду), функционирующая мегаспора халазальная. Зародышевый мешок моноспорический, развивается по Polygonum-типу, удлиненный, с более расширенной микропилярной частью и трубковидной халазальной, с дифференцированными элементами. Яйцеклетка и синергиды грушевидные, последние без нитчатого аппарата; 3 антиподы, строением напоминающие яйцевой аппарат, дегенерируют после оплодотворения. Полярные ядра сливаются до оплодотворения и располагаются в месте сужения зародышевого мешка в плотной цитоплазме центральной клетки (табл. I, *4*). Оплодотворение порогамное.

Эндосперм, зародыш. Описывая развитие эндосперма, Tobe с соавт. (1993) отмечают, что деление первичного ядра эндосперма сопровождается заложением поперечной перегородки и образованием крупной микропилярной и небольшой халазальной клеток эндосперма. Собственно эндосперм формируется из производных первичной микропилярной клетки, из первичной халазальной клетки формируется халазальный эндоспермальный гаусторий, который заметен и в зрелом семени. В зрелом семени эндосперм обильный. Авторы определяют тип развития эндосперма как «ab initio Cellular haustorial» — целлюлярный с гаусторием. Я склонна рассматривать его как один из вариантов ***тубифлорального*** типа развития эндосперма (Камелина, 1991). Авторы вносят еще одно уточнение, которое касается характеристики зрелого зародыша: он небольшой, с двумя маленькими семядолями; ранее в литературе указывалось, что зародыш недифференцированный.

Таким образом, в настоящее время можно сказать, что для сем. *Lactoridaceae* почти все эмбриологические признаки (за исключением типа эмбриогенеза) определены. Возможно, это поможет систематикам уточнить родственные связи и положение этого семейства в системе цветковых. Известно, что сем. *Lactoridaceae* чрезвычайно гетеробатмично (Тахтаджян, 1966). Однако это, за редким исключением, практически не касается эмбриологических признаков. Для *Lactoris* в основном характерен комплекс продвинутых эмбриологических признаков, который резко отличает это семейство от семейств порядков *Winterales*, *Magnoliales*, *Laurales*, *Chloranthales* и *Piperales*, с которыми его сближали, и подтверждает возможность рассмотрения сем. *Lactoridaceae* в качестве отдельного порядка *Lactoridales* (Dahlgren, 1983; Тахтаджян, 1987).

Fouquieria purpusii и *F. formosa* (*Fouquieriaceae*)

Пыльник, пыльцевое зерно. Пыльник тетраспорангиатный (4-гнездный), на длинной тычиночной нити. Гнезда попарно расположены в 2 теках на адаксиальной стороне пыльника, объединены массивным связником (табл. II, *1*). Перед вскры-

тием пыльника перегородки в теках между гнездами разрушаются, пыльник вскрывается интрорзно, продольно (табл. II, *3*).

Стенка гнезда пыльника формируется центробежно по типу двудольных и состоит из эпидермы, эндотеция, среднего слоя и тапетума. Эпидерма окружает весь пыльник, клетки ее увеличиваются в размерах и в стенке гнезда пыльника и, особенно, в связнике. Эпидерма сохраняется в стенке зрелого пыльника, ее клетки снаружи покрыты кутикулой. Отдельные клетки эндотеция и многие клетки среднего слоя могут делиться периклинально, в результате чего эти слои стенки гнезда пыльника становятся нерегулярно-2-слойными. На ранних стадиях в их клетках, а также и в эпидерме присутствуют пластиды с зернами крахмала. Клетки среднего слоя постепенно дезинтегрируют (табл. II, *2*) и в зрелом пыльнике не сохраняются. Клетки эндотеция увеличиваются, на стадии образования генеративной клетки в пыльцевом зерне в них образуются мощные фиброзные утолщения. По типу эндотеция дифференцируются и клетки субэпидермиса связника, поэтому фиброзный слой окружает весь пыльник по периметру (табл. II, *3*). Тапетум клеточный (секреторный), однослойный, морфологически однородный, клетки его содержат плотную цитоплазму, 2-ядерные, с орбикулами. Лизис содержимого клеток тапетума происходит постепенно. В зрелом пыльнике стенка состоит из эпидермиса, фиброзного эндотеция и тапетальной спорополлениновой пленки с орбикулами под ними.

Спорогенная ткань многослойная. Образование тетрад микроспор происходит по симультанному типу. Микроспороциты и тетрады микроспор в тонких каллозных оболочках. После растворения каллозы микроспоры довольно продолжительное время остаются в тетрадах, вплоть до начала вакуолизации, затем тетрады распадаются. Спермиогенез происходит в пыльнике. Прослеживаются 2-клеточная стадия пыльцевого зерна и деление генеративной клетки. Зрелое пыльцевое зерно 3-клеточное. 2 округлых спермия расположены рядом с ядром вегетативной клетки, цитоплазма которой заполнена запасными питательными веществами.

Семяпочка, эндосперм. Эти эмбриологические признаки были довольно подробно освещены ранее. Они идентичны признакам исследованных нами видов: анатропная, тенуинуцеллятная семяпочка с 2 интегументами, с длинным микропиле, образованным внутренним массивным интегументом с интегументальным тапетумом, с проводящим пучком, заходящим в халазу; археспорий 1-клеточный (табл. II, *4*, *5*).

Не было единого мнения о типе развития зародышевого мешка и о времени образования латерального выроста центральной клетки зародышевого мешка: до оплодотворения (Mauritzon, 1936) или после (Johansen, 1936).

Для выяснения первого вопроса материала оказалось недостаточно. По поводу выроста центральной клетки можно с уверенностью сказать, что он появляется до оплодотворения, а активно развивается — после оплодотворения как эндоспермальный гаусторий, быстро разрастаясь и занимая разное положение. Разрушая ткани внутреннего интегумента, он простирается в сторону микропиле или в сторону рафе (табл. II, *5*, *6*). Халазальный конец центральной клетки также превращается в гаусторий и проникает в халазу. Это, однако, не разные гаустории, а 2 активных конца одного, халазального по происхождению гаустория, что продемонстрировал еще J. Mauritzon (1936) на своих рисунках, иллюстрирующих развитие эндосперма у *F. splendens*. В развитии эндосперма в роде *Fouquieria* четко прослеживается дифференцирующее деление первичной клетки, в результате которого происходит образование 2 клеток, имеющих различное назначение: первичная микропилярная клетка является инициалью собственно эндосперма, а первичная халазальная клетка — инициалью активного эндоспермального гаустория. Такое развитие эндосперма соответствует ***тубифлоральному*** типу (Камелина, 1991).

При сравнительно-эмбриологическом анализе сем. *Fouquieriaceae* и семейств, с которыми его сближали в рамках порядка *Tamaricales* (Камелина, 1983а, 1991), были выявлены четкие отличия всех семейств и их яркая индивидуальность по комплексу эмбриологических признаков и подтверждена целесообразность возведения сем. *Fouquieriaceae* в ранг отдельного порядка (Dahlgren, 1983; Тахтаджян, 1987).

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 93-04-20626).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Камелина О. П. Распределение эмбриологических признаков в порядке *Tamaricales* // Тез. докладов VII Съезда ВБО (Донецк, 1983). Л., 1983а. С. 261—262.

Камелина О. П. Семейство *Fouquieriaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Phytolaccaceae* — *Thymelaeaceae*. Л., 1983б. С. 185—187.

Камелина О. П. Сравнительно-эмбриологический анализ как метод филогенетической систематики цветковых растений. Ташкент, 1991. 80 с.

Камелина О. П., *Проскурина О. Б.*, *Жинкина Н. А.* К методике окраски эмбриологических препаратов // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 4. С. 93—96.

Попова Т. Н. Семейство фукьериевых (*Fouquieriaceae*) // Жизнь растений. М., 1981. Т. 5 (2). С. 79—81.

Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л., 1966. 611 с.

Тахтаджян А. Л. Семейство лакториевых (*Lactoridaceae*) // Жизнь растений. М., 1980. Т. 5 (1). С. 149—150.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Фрейберг Т. Е. Семейство *Lactoridaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Winteraceae* — *Juglandaceae*. Л., 1981. С. 64.

Bouman F. Integumentary studies in the *Polycarpicae*: I. *Lactoridaceae* // Acta Bot. Neer. 1971. Vol. 20. N 6. P. 565—569.

Dahlgren R. General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics // Nord. J. Bot. 1983. Vol. 3. N 1. P. 119—149.

Davis G. L. Systematic embryology of the Angiosperms. New York; London; Sydney, 1966. 528 p.

Johansen D. A. Morphology and embryology of *Fouquieria* // Amer. J. Bot. 1936. Vol. 23. P. 95—99.

Mauritzon J. Zur Embryologie einiger *Parietales*-Familien // Sven. Bot. Tidskr. 1936. Bd 30. H. 1. S. 79—113.

Tobe H., *Stuessy T. F.*, *Raven P. H.*, *Oginuma K.* Embryology and karyomorphology of *Lactoridaceae* // Amer. J. Bot. 1993. Vol. 80. P. 933—946.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 23 V 1996

SUMMARY

The investigation of male structures in *Lactoris* and *Fouquieria* have added to their embryological characteristics. In both families anther is tetrasporangiate and dithecal with ephemeral septa and thick connective. The fully formed anther wall of the Dicotyledonous type consists of the epidermis (crushed in *Lactoris* and intact in *Fouquieria*), endothecium (that develops fibrous thickenings), one middle layer (ephemeral) and cellular tapetum with orbicula. Simultaneous cytokinesis in microsporocytes follows meiosis and the microspore tetrads are tetrahedral. Pollen grains are three-celled (single in *Fouquieria* and in tetrads in *Lactoris*). The cap-like hypostase and the active integumentary tapetum are described for the ovule of *Lactoris*. The lateral protrusion of the central cell of the embryo sac of *Fouquieria* is developed as the endospermal haustorium. The endosperm development proceeds according to Tubifloral type (Kamelina, 1991). *Lactoridaceae* and *Fouquieriaceae* have complex of advanced embryological features. Comparative embryological analysis has shown that these families are distinguished in most embryological features from other families they were formally related to. The results confirm the idea that they should be considered as seprate orders.

УДК 581.3 : 582.736

© В. А. Верещагина, Л. В. Новоселова

РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ *MEDICAGO LUPULINA* (*FABACEAE*)

V. A. VERESHCHAGINA, L. V. NOVOSYELOVA. REPRODUCTIVE BIOLOGY OF *MEDICAGO LUPULINA* (*FABACEAE*)

Исследованы цветение, опыление, эмбриология *Medicago lupulina*. Установлено, что этот вид является самоопыляющимся. У части цветков самоопыление происходит в бутоне (бутонная клейстогамия). Автотриппинг характерен как для неопыленных, так и для опыленных в бутоне цветков. Эмбриологических отклонений не обнаружено.

Род *Medicago* L. включает в себя 83 вида, из которых 62 являются однолетними (Small, Jomphe, 1989). Наибольшее разнообразие однолетних люцерн сосредоточено в Среднеазиатском, Средиземноморском и Австралийском генетических центрах (Иванов, 1980). Однолетние люцерны отличаются необыкновенно высокой пластичностью и в зависимости от условий обитания выступают либо как эдификаторы, либо как компоненты различных растительных группировок предгорных и низкогорных районов (Абдуллажанов, 1970).

Лидером в роде *Medicago* по масштабам использования несомненно является люцерна посевная *M. sativa* L. Однако однолетние виды также обладают целым рядом ценных качеств. Они характеризуются высокой кормовой и фитомелиоративной ценностью, декоративностью, они прекрасные сидераты, некоторые из них устойчивы к засолению, антракнозу. Во Франции, Германии, Австрии, Англии, Австралии и Северной Америке давно оценено кормовое значение *M. lupulina* L. На долголетних пастбищах этот вид хорошо противостоит вытаптыванию.

Особое значение имеют однолетние виды люцерны в селекционно-генетических программах как доноры генов автофертильности и автотриппинга. Этим объясняется то обстоятельство, что в 1991 г. Международный совет по растительным генетическим ресурсам, который координирует коллекционирование, сохранение, документирование, оценку и исследование растительной геноплазмы, выпустил пособие для центров генетических ресурсов «Однолетние *Medicago*» (Descriptors..., 1991). Постановка и осуществление селекционных программ во многом ограничены отсутствием или недостаточностью данных по репродуктивной биологии однолетних люцерн; многолетние виды в этом отношении рассмотрены более детально.

Многолетние виды рода *Medicago* являются перекрестно опыляющимися энтомофильными растениями с системой самонесовместимости.

Природные популяции однолетних *Medicago*, по мнению C. Heyn (1963), являются типичными инбредными популяциями со случайными внешними скрещиваниями. Как известно, существует высокая степень корреляции между типом жизненного цикла и системой размножения (Уильямс, 1968); многолетники до известной степени самонесовместимы и размножаются путем аутбридинга, однолетники автофертильны и характеризуются инбридингом. C. Quiros и J. Bauchan (1988) отмечают, что однолетние виды *Medicago* замечательно единообразны в отношении автогамии и автотриппинга.

Самоопыление установлено для многих видов однолетних люцерн в природных

условиях, в условиях открытого грунта и в оранжерее (Троицкий, 1951; Heyn, 1963, 1988; Хасанов, 1972; Дзюбенко, 1983; Коваленко и др., 1987). В списке изученных видов упоминается и *M. lupulina*.

Вместе с тем имеются данные Е. Н. Синской (1950), согласно которым *M. lupulina* характеризуется как перекрестноопыляемое энтомофильное растение, опылителями которого являются мелкие дикие пчелы. P. Knuth (1908) в своей фундаментальной сводке относит *M. lupulina* к числу видов, механизм опыления которых сходен с таковым у *M. sativa* L. Он утверждает, что перекрестное опыление *M. lupulina* более продуктивно, чем самоопыление, и дает список опылителей (63 вида).

Как известно, виды *Medicago* имеют особый характер раскрывания цветка — триппинг, особенно хорошо изученный у *M. sativa*. Механизм триппинга действует и у однолетних видов, это отмечают многие авторы (Троицкий, 1951; Heyn, 1963; Lesins, Lesins, 1979; Дзюбенко, 1983; Коваленко и др., 1987; Small, Jomphe, 1989). Однако Heyn (1963) обнаружила у *M. lupulina* и нетриппингующиеся формы.

Н. А. Троицкий (1951), изучая *M. orbicularis* (L.) Bartalini и *M. arabica* (L.) Huds., обнаружил прорастание пыльцы в пыльниках и на рыльце в нетриппингованных цветках. *M. orbicularis,* а также *M. truncatula* и *M. lupulina* были исследованы С. С. Ибрагимовой и В. И. Коваленко (1990), их данные не согласуются с результатами Н. А. Троицкого: прорастание пыльцевых зерен и рост пыльцевых трубок не отмечены.

Таким образом, данные литературы по аутбридингу и инбридингу однолетних *Medicago* весьма противоречивы.

Что касается эмбриологии однолетних видов люцерны, то эти сведения отрывочны и касаются лишь отдельных видов и отдельных этапов эмбрионального развития. Эмбриология многолетних люцерн, и особенно *M. sativa*, лучше изучена, результаты обобщены в работах М. М. Чубирко, Л. Н. Костриковой (1985), А. М. Мошкович (1987), M. Prakash (1987), В. А. Верещагиной, Н. Л. Колясниковой (1986, 1990). Для однолетних видов (в том числе и *M. lupulina*) имеются данные Е. Е. Ника (1955) по морфологии пыльцы, данные по пыльце содержатся также в работах K. Lesins, I. Lesins (1963, 1979); исследованы количество семяпочек в завязи (Коваленко и др., 1987), скорость роста пыльцевых трубок (Ибрагимова, Коваленко, 1990) и стадии развития зародыша *M. lupulina* (Soueges, 1927a, b). Таким образом, имеющиеся в литературе сведения в отношении типа и механизма опыления у *M. lupulina* противоречивы, неполны и чаще имеют характер упоминаний, нежели анализа исследований. *M. lupulina*, в сущности, не изучен также с точки зрения эмбриологии, и, в целом, данные по эмбриологии однолетних видов не дают материала для обобщений.

Актуальность изучения репродуктивной биологии однолетних *Medicago* несомненна.

Цель нашей работы — изучить репродуктивную биологию однолетних видов *Medicago* на возможно более полной коллекции их образцов. При выполнении этой работы предполагалось решить ряд конкретных вопросов, главными из них были следующие: создать живую коллекцию однолетних видов *Medicago* мировой флоры; проверить правильность определения образцов; изучить имеющуюся коллекцию во ВНИИ растениеводства им. Н. И. Вавилова (ВИР); исследовать во всей полноте репродуктивную биологию этих видов, включая цветение, опыление, плодо- и семяобразование, эмбриологию, фертильность пыльцы и зародышевых мешков. Изучено 29 видов, представленных 400 образцами различного происхождения. В данной статье излагаются результаты изучения *M. lupulina*.

Материал и методика

Полевые наблюдения и сбор материала проведены в 1988—1994 гг. в учлесхозе «Предуралье» Пермского университета и на Приаральской опытной станции ВИР (г. Челкар, Актюбинской обл., Казахстан), т. е. в резко контрастных экологических условиях. Образцы размещали на делянках 2.5 м^2 по 10 растений при широкорядном

посеве семенами. В «Предуралье» наблюдения за *M. lupulina* проводили на делянках и в естественных условиях произрастания этого вида. Изучено 78 образцов *M. lupulina* из различных географических пунктов от Швеции до Португалии и от Франции до Горного Алтая. Цветение и опыление *M. lupulina* изучали в основном в соответствии с методикой А. Н. Пономарева (1960, 1975). Для наблюдений за развитием цветка и фиксации материала использовали классификацию стадий развития цветка, разработанную И. Д. Возным (1937) и В. М. Нам (1973) для *M. sativa* и модифицированную для однолетних видов.

Для изоляции растений от посещения насекомых использовали марлевые изоляторы.

Для эмбриологических исследований вели фиксацию бутонов разных стадий и темпоральную фиксацию завязей через 4, 8, 16, 24, 32, 48, 72, 96 и 120 ч после искусственного триппинга цветков в смеси 96%-го спирта и ледяной уксусной кислоты (3 : 1) и фиксаторе Чемберлена. Для проводки, парафинирования, окраски срезов использовали общепринятые методы (Паушева, 1974). Микротомные срезы толщиной 10—15 мкм окрашивали гематоксилином по методу Гейденгайна.

Фертильность пыльцы определяли ацетокарминовым методом (Паушева, 1974) и по работе M. P. Alexander (1969), фертильность семяпочек и наличие пыльцевых трубок — люминесцентным методом (Орел и др., 1985, 1986, 1988; Вишнякова, 1989); зародышевые мешки изучали после вычленения из завязей, обработанных этилсалицилатом (Орел и др., 1986, 1988, 1991). Препараты исследовали и фотографировали с помощью микроскопов МБИ-6 и«Люмам» на пленку «Микрат».

Результаты исследования

Цветение и опыление

Цветки *M. lupulina* (до 3 мм в дл., самые мелкие в роде *Medicago*) имеют строение, типичное для люцерны и других бобовых. Максимальное число цветков в соцветии достигает 40 при среднем 23.6±0.8.

Цветение начинается во второй декаде июня и продолжается до заморозков. Период массового цветения длится с начала июля до середины августа. Раньше других зацветают растения, которые развиваются из перезимовавших розеток, отрастающих из нижних стеблевых почек. У этих розеток осенью формируется своя корневая система. Новые розетки образуются также в узлах прижатых к почве побегов. В сущности, *M. lupulina* может вести себя как двулетнее растение. Семена летнего созревания у *M. lupulina* частично прорастают осенью, сохраняясь под покровом других растений (Медведев, 1959). При весеннем посеве цветение образцов начинается через 1 мес. В условиях культуры образуются мощные растения, с большой зеленой массой и огромным числом соцветий.

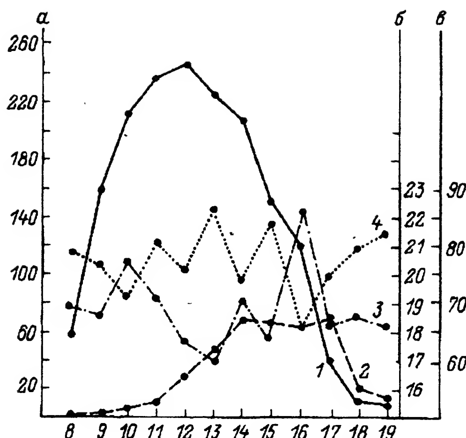
Раскрывание цветков происходит в дневное время суток с максимумом от 11 до 14 ч. В 17—18 ч раскрывание цветков полностью прекращается. Мы не нашли существенных различий в суточном ритме раскрывания цветков *M. lupulina* в условиях Предуралья и Приаралья.

Раскрывание цветка начинается с появления щели на флаге, которая постепенно увеличивается. Полного раскрывания цветок достигает в течение 1 ч. Бутоны, начавшие раскрывание после 14 ч, образуют только щель, а после 17—18 ч все полураскрытые цветки, а также открытые, но не триппингованные, смыкают свои лепестки, утром они раскрываются первыми. В течение дня в соцветии раскрывается в среднем 5 цветков (максимум 10). В дождливые дни цветки не раскрываются совсем. В среднем через 3 ч после раскрытия цветка наступает триппинг. Он возможен и через 1, и через 6—7 ч.

В качестве опылителей в Предуралье зарегистрированы единичные особи Bombus serrisquama F. Mor., B. semenoviellus Skorikov, B. patagiatus Nyl., B. agrorum F., Apis mellifera L. (вскрыли около 20 цветков).

Суточный ход раскрывания и автотриппинга цветков *Medicago lupulina*.

1 — число раскрывшихся цветков; *2* — число цветков после автотриппинга; *3* — температура воздуха; *4* — относительная влажность воздуха. На оси абсцисс — время суток, ч; на осях ординат: *а* — число цветков, шт.; *б* — температура, °С; *в* — влажность воздуха, %.



Посещения цветков насекомыми настолько редки, что трудно согласиться с характеристикой *M. lupulina* как перекрестноопыляемого энтомофильного растения (Синская, 1950). Триппинг цветков не зависит от посещения насекомыми, это автотриппинг. Наиболее активно он осуществляется с 11 до 15 ч в условиях Приаралья и с 13 до 17 ч в условиях Предуралья. После взрывного опыления, когда тычиночно-пестичная колонка выскакивает как пружина, ударяясь о флаг, в течение 1—3 ч цветок медленно закрывается до тех пор, пока флаг не обернет пестик; окраска лепестков бледнеет. Вследствие высокой температуры воздуха и низкой относительной влажности этот процесс ускоряется. Часть цветков остается нетриппингованной. В качестве примера рассмотрим ход раскрывания и автотриппинга цветков *M. lupulina* в учлесхозе «Предуралье» в естественных условиях 15 июня 1991 г. (см. рисунок).

Погода стояла облачная, без осадков. Температура воздуха колебалась от 16.6 до 22.3 °С, относительная влажность воздуха — от 93 до 66 %. Раскрывание бутонов началось с появления 57 щелевидно распустившихся цветков при температуре 18.8 °С и влажности 79 % около 8 ч утра. Раскрывание шло до 16 ч, максимальное число бутонов (105) раскрылось с 8 до 9 ч, при температуре 18.6 °С и влажности 77 %. Затем, с 9 до 12 ч, раскрывалось от 55 до 27 бутонов в 1 ч, а с 12 до 16 — только по 5—12 бутонов. Не все цветки, начавшие раскрывание, раскрылись полностью, из 307 только 98 оказались полностью раскрытыми в этот день. Максимум полностью распустившихся цветков (63) наблюдался в 12 ч при температуре 17.7 °С и влажности 76 %.

Автотриппинг происходил с 9 до 16 ч у 2—47 цветков в 1 ч, максимальное число автотриппингующих цветков приходится на 14—16 ч по 40—47 цветков в 1 ч при самой высокой температуре 19.1—22.3 °С и самой низкой влажности воздуха 74—66 %.

К 17 ч температура воздуха снова понизилась до 18.4 °С, а влажность воздуха увеличилась на 9 %. В это время цветки уже не раскрывались и не триппинговались. Полураскрытые цветки стали закрываться, 122 цветка к 20 ч закрылись, они раскрылись повторно на следующее утро.

102 цветка, которые закрылись вечером неопыленными, повторно не распускались. На это обстоятельство мы хотели обратить особое внимание. Цветки такого типа составляют примерно третью часть общего числа раскрывшихся в течение дня. То же отмечала С. Heyn (1963) для *M. lupulina* в Израиле. Дальнейшие исследования показали, что эти цветки опылены, хотя автотриппинг отсутствовал. В Приаралье, по нашим наблюдениям, нетриппингующиеся цветки у *M. lupulina* составляют около 1 %.

Развитие пыльцы. Фертильность пыльцы

Пыльники *M. lupulina* 4-гнездные, их стенка развивается по типу двудольных. Самые ранние стадии пыльников наблюдаются в крошечных бутонах, плотно скрученных в пазухах листьев. Эта стадия цветка обозначена как нулевая. В этот период ткань пыльника уже дифференцирована: выделяются спорогенная ткань и стенка пыльника, которая в период мейоза включает в себя эпидермис, эндотеций и тапетум. 1-ядерный тапетум секреторного типа дегенерирует ко времени обособления микроспор. Стенка зрелого пыльника образована эпидермисом и эндотецием; клетки эндотеция вытянуты в радиальном направлении и имеют фиброзные утолщения. Клетки эпидермиса уплощены (см. таблицу-вклейку, *1*).

Спорогенные клетки располагаются в 1—2 слоя, их отличают крупные ядра. Образование микроспор симультанное, расположение их тетраэдрическое. Высво-

бождение микроспор в пределах цветка и даже пыльника асинхронно. Зрелые пыльцевые зерна 2-клеточные, округлые, 3-бороздно-поровые. Крупное шаровидное вегетативное ядро располагается в постенном слое цитоплазмы. Генеративная клетка с небольшим округлым ядром. Средняя величина пыльцевых зерен у разных образцов *M. lupulina* варьирует незначительно (от 25.80±0.93 до 25.20±0.81 мкм по полярной оси и от 24.60±1.00 до 22.20±1.03 мкм в поперечнике по экватору, соответственно отношение этих величин близко к единице (1 : 1.05 и 1 : 1.14)). В процессе развития с момента образования 1-клеточного пыльцевого зерна до зрелого 2-клеточного линейный размер пыльцы по полярной оси увеличивается в 1.51—1.65 раза.

В зрелых пыльниках, как правило, некоторые пыльцевые зерна стерильны. Некоторые единичные пыльники стерильны полностью.

При изучении фертильности пыльцы у 62 образцов *M. lupulina* на коллекционном участке Приаральской опытной станции было выявлено, что средний показатель фертильности высок и составляет 89.28±1.51 %, минимальное значение этого показателя — 46.15 %. 2 образца (k22169 из Германии и P698 из Швеции) оказались практически стерильными, что не находит пока какого-либо убедительного объяснения. Заметим лишь, что это образцы культивируемых растений. В целом, анализируя ход развития пыльника и пыльцы у *M. lupulina*, мы должны подчеркнуть, что не обнаружили каких-то отклонений этого процесса в сравнении с таковым у многолетних видов *Medicago* (Верещагина, Колясникова, 1990).

Развитие зародышевого мешка

По имеющимся данным (Синская, 1950; Lesins, Lesins, 1979), *M. lupulina* имеет 1 семяпочку в завязи. Однако мы неоднократно наблюдали 2 семяпочки вместо 1. Обе семяпочки фертильны, и пыльцевые трубки входят в каждую из них. Почти синхронно происходит оплодотворение и начинается развитие зародыша и эндосперма. Однако в дальнейшем формируется односемянный плод, так как 1 из семяпочек после оплодотворения дегенерирует.

Семяпочка *M. lupulina* кампилотропная, 2-покровная, крассинуцеллятная, типичного для *Medicago* строения. Внутренний интегумент 2-слойный, наружный содержит 3 слоя клеток. Оба интегумента принимают участие в образовании микропиле, имеющего зигзагообразную форму. Окончание роста интегументов и образование микропиле совпадает с окончанием дифференциации зародышевого мешка.

Первичная археспориальная клетка, отличающаяся от других клеток нуцеллуса густой цитоплазмой и крупным ядром, функционирует как мегаспороцит. В этот период времени интегумент только начинает свой рост, а в пыльниках цветка наблюдается высвобождение микроспор из каллозной оболочки микроспороцита. В результате мейоза наряду с линейными тетрадами макроспор формируются и тетраэдрические. Зародышевый мешок Polygonum-типа образуется халазальной мегаспорой, остальные дегенерируют, их остатки сохраняются длительное время. Антиподы эфемерны и дегенерируют к началу роста зародышевого мешка в процессе его созревания. После обособления клеток яйцевого аппарата антипод и центральной клетки начинается резкое увеличение размеров зародышевого мешка, которое идет параллельно с развитием бутона. В зеленых бутонах размеры зародышевого мешка составляют 39.5±3.2 мкм дл. и 19.9±2.8 шир. В раскрывающемся цветке размеры зародышевого мешка составляют соответственно 173.0±14.5 и 37.7±1.2 мкм. Таким образом, длина зародышевого мешка увеличивается почти в 5 раз. В созревающем зародышевом мешке в центральной клетке и яйцеклетке откладывается большое количество крахмальных зерен; окраска вычлененных зародышевых мешков иодидом калия дает практически черное окрашивание.

Е. Б. Казачковская (1991) у многолетних видов *M. sativa* и *M. × varia* T. Martyn классифицировала крахмальные зерна в зародышевых мешках как крупные, мелкие и пылевидные. Последние обнаруживались не только в зародышевых мешках на всех стадиях развития, но и в покровах семяпочек. У *M. lupulina* в зародышевых мешках,

начиная с 2-ядерной стадии, обнаруживаются только мелкие и пылевидные, а в отдельных случаях только пылевидные крахмальные зерна.

Клетки нуцеллуса, прилегающие к зародышевому мешку, постепенно разрушаются, и зародышевый мешок граничит с внутренним слоем интегумента. Зрелый зародышевый мешок 5-ядерный, 4-клеточный. Нарушения в его развитии чрезвычайно редки.

Опыление и его особенности. Двойное оплодотворение, зародыш и эндосперм

M. lupulina, как обнаружилось в ходе наших исследований, обладает клейстогамией. Пыльца у *M. lupulina* прорастает в пыльниках сразу же после созревания. Это происходит до раскрывания цветка, когда бутон имеет еще неокрашенный венчик. Прорастание пыльцевого зерна начинается с набухания цитоплазмы, выпячивающейся в апертуры, затем формируется пыльцевая трубка (см. таблицу-вклейку, *1*). В бутонах более поздних стадий развития наблюдаются пыльцевые трубки, длина которых превышает диаметр пыльцевого зерна.

Пыльцевые трубки в силу того, что пыльники бутона плотно примыкают к рыльцу, быстро проникают в столбик. К моменту раскрывания цветка часть пыльцевых трубок находится в его ткани, а часть уже проникает к семяпочкам и в зародышевые мешки.

В полураскрытых и только что раскрывшихся нетриппингованных цветках было исследовано 134 зародышевых мешка на постоянных препаратах, из них 22 имели признаки двойного оплодотворения, к которым мы относим разрушенные синергиды, свидетельствующие о вхождении пыльцевой трубки в зародышевый мешок, картины двойного оплодотворения, тройного слияния, начало развития зародыша и эндосперма. При исследовании 12 образцов нетриппингованных цветков *M. lupulina* с помощью люминесцентной микроскопии у 21 цветка из 87 были обнаружены пыльцевые трубки, что составляет 24 % (см. таблицу-вклейку, *2—4*). При полевых исследованиях раскрытых нетриппингованных цветков у 15 образцов из 62 были выявлены пыльцевые трубки в цветке. Пыльцевые трубки зарегистрированы и в нетриппингованных цветках дикорастущих особей *M. lupulina*. В пользу клейстогамии свидетельствует и тот факт, что в искусственно опыленных цветках уже через 4 ч в зародышевых мешках наблюдались зигота и ядра эндосперма, в то время как, по нашим данным, пыльцевая трубка проникает в зародышевый мешок только через 8 ч. Изложенные нами факты говорят также о том, что клейстогамия *M. lupulina* не является абсолютной. В некоторых цветках прорастание пыльцы наблюдается уже после автотриппинга. При этом следует подчеркнуть любопытную особенность: пыльцевые трубки образуются у пыльцевых зерен, как вошедших в контакт с рыльцем, так и вне его, и даже в пыльниках, стенка которых изолирует пыльцу от стимулирующего воздействия рыльцевых клеток.

Процесс двойного оплодотворения у *M. lupulina* не имеет особых отличий от такового у других видов *Medicago*. Оплодотворение порогамное, пыльцевая трубка изливает свое содержимое в одну из синергид. Спермии шаровидные, один из них сливается с яйцеклеткой, образуя зиготу, другой — с одним из полярных ядер, в результате тройного слияния формируется первичное ядро эндосперма, быстро вступающее в деление.

Период времени от начала прорастания пыльцы на рыльце до двойного оплодотворения составляет, по нашим данным, 8 ч. Первичное ядро эндосперма вступает в деление раньше, чем зигота. Зигота после некоторого периода созревания делится поперечной перегородкой, образуя апикальную и базальную клетки.

Через 48 ч после искусственного триппинга наблюдались линейные, а в отдельных случаях и шаровидные зародыши с суспензором. У многолетних видов первое деление зиготы отмечено через 48 ч после опыления, когда формируются 4—6 ядер эндосперма (Верещагина, Колясникова, 1990).

Зародыш увеличивается в массе, затем его верхушечная часть уплощается вслед-

ствие быстрого роста боковых частей, и зародыш постепенно принимает 2-лопастную сердцевидную форму; образуются бугорки будущих семядолей. Длина подвеска варьирует в зависимости от числа образующих его клеток.

Развитие зародыша *M. lupulina* изучено R. Soueges (1927a, b), наши данные, в основном, согласуются с описанными. К сожалению, нам не удалось детально проследить судьбу каждой клетки, и мы пока воздерживаемся от точного определения типа развития зародыша.

С помощью люминесцентного метода мы проанализировали 33 пестика (образец 33378) после темпоральной фиксации (4—48 ч). Исследование показало, что оплодотворение было успешным: неоплодотворенные или дегенерирующие семяпочки не обнаружены.

Однако далеко не все семена оказываются полноценными: у одного из образцов количество полноценных семян составило только 37 %. Расхождения между потенциальной и реальной семенной продуктивностью в биотопе с нарушенным естественным покровом (откос дороги) могут быть довольно высоки: 364.6 цветков и только 131.0 семя на 1 генеративный побег.

Обсуждение результатов

При анализе имеющегося в нашем распоряжении материала выявлено, что *M. lupulina* с позиций биологии размножения характеризуется следующими признаками. Во-первых, это автофертильность и автогамия—клейстогамия. Во-вторых, сочетание закрытого и открытого цветения с автотриппингом на одном растении и даже в одном соцветии. И наконец, нормальное развитие и функционирование как мужской, так и женской генеративной сферы. При этом *M. lupulina* не является уникальным видом в пределах рода *Medicago* с точки зрения возможности самоопыления. Самоопыление в бутоне было описано Н. А. Троицким (1951) у *M. orbicularis* и *M. arabica*. Он назвал его «предварительным самоопылением» в противоположность «запасному самоопылению», наступающему при отсутствии перекрестного. При этом автор предположил, что в данном случае автотриппинг предварительно самоопыленного цветка связан с усиливающимся давлением растущей завязи.

Как отмечалось выше, автогамия и клейстогамия зарегистрированы практически у всех образцов *M. lupulina* различного географического происхождения. Судя по литературе, среди этих образцов имеются 16- и 32-хромосомные расы. Можно предполагать, что полиплоидия не изменила характер опыления: он сходен у диплоидов и тетраплоидов, и в этом случае определяется, несомненно, генетическими, а не экологическими факторами.

Тот факт, что не только род *Medicago*, но и в целом бобовые обладают генетической системой самосовместимости, подтверждается данными о самоопылении, которое может осуществляться даже в бутонах. Автофертильность зарегистрирована у родов *Ornithopus, Hippocrepis, Scorpiurus, Lotononis* (Arroyo, 1981), *Vicia, Phaseolus, Pisum, Arachis, Glicine* (Френкель, Галун, 1982) и др.

Антэкологические и эмбриологические аспекты клейстогамии рассмотрены ранее В. А. Верещагиной (1965, 1976, 1980, 1981). Было показано, что явление клейстогамии весьма неоднородно, и это нашло свое отражение в терминологии: клейстогамия габитуальная и индуцированная (Goebel, 1904), клейстогамия и псевдоклейстогамия (Uphof, 1938), клейстогамия конституциональная и экологическая (Френкель, Галун, 1982). Самоопыление, до раскрытия цветка, Р. Френкель и Э. Галун (1982) называют хазмогамным самоопылением, Н. А. Троицкий (1951) — предварительным самоопылением, Б. Нарматов (1988) у однолетних эспарцетов — клейстогамией, К. Arroyo (1981) — бутонной клейстогамией. В конечном итоге все сводится к вопросу: имеется ли задержка развития цветка, и тогда он сходен с бутонами ранних стадий развития цветка, или же имеет место лишь задержка его раскрывания, и цветок подобен нераскрывшемуся позднему бутону хазмогамного цветка. В том и в другом случае важную регулирующую роль играют экологические условия.

Явление, с которым мы встретились у *M. lupulina*, не укладывается в эти рамки. Мы склонны принять термин K. Arroyo (1981) «bud-cleistogamy» — бутонная клейстогамия. Этот термин, на наш взгляд, отражает суть наблюдаемых событий у *M. lupulina* и подчеркивает их особенности: прорастание пыльцы и последующее оплодотворение в бутоне с еще не окрашенным венчиком. Бутон продолжает развитие, увеличивается в размерах, венчик приобретает свойственный ему размер и окраску и раскрывается, как хазмогамный цветок, но уже опыленный.

Итак, исследование *M. lupulina* позволило выявить детальную картину развития пыльников и пыльцы, семяпочек и зародышевых мешков, процесса двойного оплодотворения. Мы не обнаружили при этом каких-либо эмбриологических особенностей, отличающих этот вид от других *Medicago*. Изучение цветения и опыления показало, что *M. lupulina* свойственны автофертильность и автогамия в форме бутонной клейстогамии и автотриппинга.

Мы приносим искреннюю благодарность заведующему отделом кормовых культур ВИР Н. И. Дзюбенко и сотрудникам Приаральской опытной станции ВИР за понимание, поддержку и предоставленную нам возможность работать с коллекцией однолетних люцерн, а также В. А. Лыкову (Пермский госуниверситет) — за определение насекомых.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абдуллажанов Э. Однолетние люцерны Средней Азии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук АН УзбССР. Ташкент, 1970. 28 с.

Верещагина В. А. Экология цветения и опыления *Oxalis acetosella* L. // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 8. С. 1078—1091.

Верещагина В. А. Цитоэмбриологическое изучение клейстогамии у роговика Хенке (*Ceratochloa haenkeana* C. Presl.) // Экология опыления. Пермь, 1976. Вып. 2. С. 82—89.

Верещагина В. А. Эмбриология некоторых клейстогамных фиалок // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 8. С. 1147—1156.

Верещагина В. А. Гинодиэция, клейстогамия и гетеростилия у покрытосеменных (морфологические и эмбриологические аспекты): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Пермь, 1981.

Верещагина В. А., Колясникова Н. Л. Потенциальная и реальная семенная продуктивность завязей разных видов люцерны // Тр. прикл. бот., ген и сел. 1986. Т. 99. С. 23—27.

Верещагина В. А., Колясникова Н. Л. Эмбриология некоторых многолетних видов люцерны (*Medicago, Fabaceae*) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 5. С. 604—614.

Вишнякова М. А. Оценка характера взаимодействия пыльцевых зерен и пыльцевых трубок с пестиком в совместимых и несовместимых вариантах опыления. (Метод. указания). Л., 1989. 47 с.

Возный И. Д. Методика скрещивания люцерны // Селекция и семеноводство. 1937. № 6. С. 49—51.

Дзюбенко Н. И. Способность к самоопылению образцов однолетних видов люцерны // Науч. техн. бюл. ВНИИ растениевод. им. Н. И. Вавилова. 1983. Вып. 133. С. 73—78.

Ибрагимова С. С., Коваленко В. И. О возможных механизмах редукции числа семяпочек и изменениях размеров морфологических элементов пестика у однолетних видов люцерны // С.-хоз. биология. 1990. № 3. С. 185—188.

Иванов А. И. Люцерна. М., 1980. 349 с.

Казачковская Е. Б. Морфология зародышевых мешков у люцерны и методы ее оценки // Науч. техн. бюл. ВНИИ растениевод. им. Н. И. Вавилова. 1991. Вып. 207. С. 70—71.

Коваленко В. И., Ибрагимова С. С., Шумный В. К. и др. Триппинг и эволюция системы размножения видов рода *Medicago* L. // С.-хоз. биология. 1987. № 8. С. 35—40.

Медведев П. Ф. К вопросу о жизненной форме *Medicago lupulina* L. // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 3. С. 1496—1498.

Мошкович А. М. Люцерна — *Medicago* L. (сем. *Fabaceae*) // Эмбриология возделываемых растений. Кишинев, 1987. С. 171—177.

Нам В. М. Биология цветения и цитоэмбриология люцерны в связи с пониженной завязываемостью семян: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент, 1973. 29 с.

Нарматов Б. Биология цветения и цитоэмбриология однолетних эспарцетов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент, 1988. 20 с.

Ника Е. Е. К морфологии пыльцы видов люцерны *Medicago* L. // Учен. зап. Кишинев. ун-та. 1955. Т. 20. С. 189—198.

Орел Л. И., Казачковская Е. Б., Семенова Е. В. Способ выделения и характеристика типов растений люцерны с полной женской стерильностью. (Метод. указания). Л., 1991. 28 с.

Орел Л. И., Константинова Л. Н., Дзюбенко Н. И., Казачковская Е. Б. Экспресс-методы определения фертильности зародышевых мешков люцерны. (Метод. указания). Л., 1988. 27 с.

Орел Л. И., Константинова Л. Н., Огородникова В. Ф. Отбор растений люцерны с высокой плодовитостью завязей. (Метод. указания). Л., 1985. 35 с.

Орел Л. И., Константинова Л. Н., Огородникова В. Ф., Дзюбенко Н. И. Фертильность семяпочек люцерны и методы ее оценки // Сб. научн. трудов по прикл. бот., ген. и сел. Л., 1986. Т. 99. С. 10—17.

Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М., 1974. 288 с.

Пономарев А. Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника. М.—Л., 1960. Т. 2. С. 9—19.

Пономарев А. Н. Экология энтомофильного опыления посевной люцерны (*M. sativa* L.) // Экология опыления. Пермь, 1975. Вып. 1. С. 1—36.

Синская Е. Н. Люцерна — *Medicago* L. // Культурная флора СССР. 1950. Т. 13. В. 1. С. 173—179, 268—272.

Троицкий Н. А. К биологии цветения некоторых растений флоры Крыма // Изв. Крым. пед. ин-т. 1951. Т. 17. С. 111—127.

Уильямс У. Генетические основы и селекция растений. М., 1968. 448 с.

Френкель Р., Галун Э. Механизмы опыления, размножение и селекция растений. М., 1982. 384 с.

Хасанов О. Х. Дикорастущие люцерны Средней Азии. Ташкент, 1972. 358 с.

Чубирко М. М., Кострикова Л. Н. Семейство *Fabaceae* // Сравнительная эмбриология. *Brumelliaceae — Tremandraceae*. Л., 1985. С. 67—77.

Alexander M. P. Differential staining of aborted and non-aborted pollen // Stain. Technol. 1969. Vol. 44. N 3. P. 117—122.

Alon G. The structure and development of the stigma, pollination mechanism and breeding system in six species of *Papillionaceae:* Ph D. Thesis / Hebrew University. Jerusalem. 1986. (Hebrew, with English Summary).

Arroyo K. Breeding systems and pollination biology in *Leguminosae* // Advances in Legume Systematics. Kew, 1981. P. 723—769.

Descriptors for annual *Medicago.* International board for plant genetic resources. Rome, 1991. 33 p.

Goebel K. Die kleistogamen Blüten und die Ampassungstheorien // Biolog. Zentralbl. 1904. Bd 24. S. 21—22.

Heyn C. C. The annual species of *Medicago.* Jerusalem, 1963. 156 p.

Heyn C. C. Investing in adaptations to rare events — a reproductive strategy // Lagascalia. 1988. Vol. 15. P. 29—36.

Jain S. Population structure and the effects of breeding system // Crop genetic resources for today and tomorrow / By ed. O. H. Frankel and J. G. Hawkes. New York, 1976. P. 15—36.

Knuth P. Medicago L. // Handbook of flower pollination. Oxford, 1908. P. 275—281.

Lesins K., Lesins I. Pollen morphology and species relationship in *Medicago* L. // Can. J. Genet. Cytol. 1963. Vol. 5. P. 270—280.

Lesins K., Lesins I. Genus *Medicago* L. A taxogenetic study. The Hague, 1979. 358 p.

Prakash N. Embryology of the *Leguminosae* // Advances in Legume systematics. Kew, 1987. Part 3. P. 241—278.

Quiros C., Bauchan J. The genus *Medicago* and the origin of the *Medicago sativa* complex // Alfalfa and alfalfa improvement / By ed. C. H. Hanson. London, 1988. P. 116—149.

Small E., Jomphe M. A synopsis of the genus *Medicago* (*Leguminosae*) // Can. J. Bot. 1989. Vol. 67. P. 3260—3294.

Soueges R. Embryogenie des Legumineuses. *Medicago lupulina* L. // Academie des sciences. Seance du 14 novembre. 1927a. P. 1062—1064.

Soueges R. Embryogenie des Legumineuses. *Medicago lupulina* L. // Academie des sciences. Seance du 28 novembre. 1927b. P. 1206—1208.

Uphof I. C. F. Cleistogamic flowers // Bot. Rev. 1938. Vol. 4. N 1. P. 21—49.

Пермский государственный университет

Получено 15 III 1995

SUMMARY

Blooming, pollination and embryology of *Medicago lupulina* L. were investigated. This species is selfcompatible. In some flower buds cleistogamy were observed. Selfpollinated prior to anthesis and unpollinated flowers show selftripping (automatic tripping). Embryology of *Medicago lupulina* proceeds normally.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.4 : 582.26

© С. И. Генкал

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО МОРФОЛОГИИ И ТАКСОНОМИИ *CYCLOTELLA KUETZINGIANA* VAR. *PLANETOPHORA* (*BACILLARIOPHYTA*)

S. I. GENKAL. NEW DATA ON THE MORPHOLOGY AND TAXONOMY OF *CYCLOTELLA KUETZINGIANA* VAR. *PLANETOPHORA* (*BACILLARIOPHYTA*)

Приведены результаты электронно-микроскопического изучения морфологии панциря диатомовой водоросли *Cyclotella kuetzingiana* var. *planetophora*. На основе выявленных отличий от других близких по морфологии таксонов для последней предлагается новый статус — *C. planetophora* (Fricke) Genkal.

Cyclotella kuetzingiana Grun. var. *planetophora* Fricke относится к пресноводным планктонным видам, галофилам, широко распространенным в водоемах всех типов (Козыренко и др., 1992). В отличие от типовой разновидности подробные электронно-микроскопические исследования морфологии панциря var. *planetophora* отсутствуют, опубликована лишь одна микрофотография внешней поверхности створки (Козыренко и др., 1992: табл. 26, рис. 9). Систематическое положение разновидности неопределенное, так как вид *C. kuetzingiana* Thw. сведен в синонимы к *C. meneghiniana* Kütz., разновидность *C. kuetzingiana* var. *schumannii* Grun. получила видовой ранг, а типовая разновидность *C. kuetzingiana* Grun. получила новое название — *C. krammeri* Hakånsson (Hakansson, 1990a, b). Существует мнение о необходимости нового названия для var. *planetophora* (Hakansson, 1990b). Ряд исследователей придерживается точки зрения о возможной конспецифичности упомянутой разновидности с *C. ocellata* Pant. (Krammer, Lange-Bertalot, 1991 : 51).

При изучении фитопланктона Иваньковского водохранилища (сентябрь 1972 г.) нами было отмечено значительное развитие водоросли, которую мы идентифицировали как *C. kuetzingiana* var. *planetophora*. Электронно-микроскопическое исследование этой водоросли позволило уточнить пределы изменчивости количественных признаков, выявить особенности морфологии панциря и перевести таксон в ранг вида.

Cyclotella planetophora (Fricke) Genkal stat. nov. — *C. kuetzingiana* var. *planetophora* Fricke, 1900, in Schmidt, Atlas des Diatomaceenkunde: tab. 222, *10—12*.

Панцирь низкоцилиндрический. Створки плоские, реже со слабо тангентально-волнистой центральной частью, 15.7—47.1 мкм в диам. Периферическая зона около 1/2 радиуса створки. Штрихов 11—16 в 10 мкм. Альвеолы простые, овальные. Краевые выросты с 2 опорами на каждой межальвеолярной перегородке или на 2—3-й. Двугубый вырост в периферической зоне близ альвеол с ориентацией щели от перпендикулярной по отношению к ним до почти параллельной. Центральная часть створки с мелкими и крупными лакунами, расположенными беспорядочно. Центральные выросты с 2, реже 3 опорами, 2—6 на створке. Ауксоспоры шаровидные, 53.3—60 мкм в диам., штрихов 14 в 10 мкм (табл. I, II).

По литературным данным *C. kuetzingiana* var. *planetophora* имеет широкое распространение (Козыренко и др., 1992). Однако наши исследования фитопланктона многих водоемов России и стран СНГ (озера, водохранилища, реки) выявили

ТАБЛИЦА 1

Морфологические особенности панциря некоторых представителей *Cyclotella*

Виды	Диаметр, мкм	Число штрихов в 10 мкм	Расположение краевых выростов	Число опор у краевых выростов	Число выростов с опорами на створке	Число опор у центральных выростов
C. krammeri	8—40	12—18	На 2—6-й перегородке	?	5*	2
C. kuetzingiana	5.5—45	12—25	На 3—5-й углубленной перегородке	2	1—3	2
C. ocellata	3—33	10—30	На 3—8-й перегородке	2	1—3	2
C. planetophora	15.7—47	11—16	На каждой; на 2—3-й перегородке	2	2—6	2—3

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды	Рельеф створки	Сосочки на створке	Расположение двугубого выроста в краевой зоне	Структура центрального поля	Источник
C. krammeri	От слегка волнистой до плоской	Отсутствуют	На расстоянии от альвеол	С радиальными пунктирными рядами или группами мелких лакун или несколькими крупными около краевой зоны	Hakansson, 1990b
C. kuetzingiana	От тангентально-волнистой до плоской	Отсутствуют	Близ внутреннего края альвеол	С несколькими рассеяными некрупными лакунами, реже бесструктурное	Козыренко и др., 1992
C. ocellata	Центр створки слегка радиально-волнистый	Имеются	На расстоянии или близ альвеол	3—9 крупных лакуны	Генкал, Кузьмин, 1979 Генкал, Загоренко, 1987 Козыренко и др., 1992 Hakansson, 1993 Наши данные
C. planetophora	Плоские, реже со слабо тангентально-волнистой центральной частью	Отсутствуют	Близ альвеол	Среди мелких рассеянных лакун несколько более крупных	Наши данные

Примечание. * — в диагнозе данные по числу выростов с опорами на створке отсутствуют и в таблице приведено их количество по единственной микрофотографии внутренней поверхности створки, приведенной в публикации.

ТАБЛИЦА 2

Средние значения признаков у *C. ocellata* и *C. planetophora*

Признаки	*C. ocellata*			*C. planetophora*
	Хубсугул	Енисей	Куртлинское водохранилище	Иваньковское водохранилище
Диаметр створки, мкм	6.5	6.6	5.5	27.9
Число штрихов в 10 мкм	20.5	22.3	25.2	13.4

C. planetophora только в Иваньковском водохранилище. По нашему мнению, необходимо дальнейшее изучение распространения и экологии вида, так как, вероятно, многие указания — результат ошибочного определения таксона. К сожалению, в работах, где указывается *C. kuetzingiana* var. *planetophora*, практически отсутствуют рисунки и описания, что не позволяет правильно интерпретировать данные по этой разновидности. В качестве примера публикации с краткими диагнозами по исследованным таксонам можно привести работу А. Э. Эргашева (1969), из которой следует, что описанная им форма вероятнее всего относится к виду *C. ocellata*. Именно последнему, по-видимому, и принадлежат водоросли, которые фигурируют в работах как *C. kuetzingiana* var. *planetophora*, поскольку в списках в большинстве случаев приводился и *C. ocellata* (Афанасьев, 1933; Владимирова, 1947; Порецкий, Шешукова, 1953; Петрова, 1961; Чхаидзе, 1969, и др.).

Диапазоны изменчивости большинства количественных признаков в группе близких по морфологии видов совпадают (табл. 1). Однако *C. planetophora* отличается от *C. krammeri* частотой расположения краевых выростов с опорами. Эти структуры хорошо заметны у *C. krammeri* с внутренней поверхности створки в противоположность *C. planetophora*, у которого они при таком рассмотрении не заметны совсем (Hakansson, 1990b: fig. 40; табл. I, *4*). Кроме этого на створках *C. krammeri* центральные выросты имеют только по 2 опоры, а у *C. planetophora* встречаются и с 3. Число опор у краевых выростов для *C. krammeri* неизвестно, вполне возможно, что оно не совпадает с таковым у *C. planetophora*. *C. planetophora* отличается от *C. krammeri* и по качественным признакам: рельефу створки и структуре центрального поля (табл. 1).

H. Hakansson (1990b) считает, что описанный ею из Швеции новый вид *C. krammeri* включает в себя формы, относившиеся ранее к *C. kuetzingiana* var. *kuetzingiana*. Однако ряд исследователей к *C. kuetzingiana* относят формы, несколько отличные от *C. krammeri*, в частности, по числу центральных выростов с опорами, расположению двугубого выроста и структуре центрального поля (табл. 1). От *C. kuetzingiana* новый вид *C. planetophora* отличается частотой расположения краевых выростов с опорами, количеством центральных выростов на створке и числом опор у них, рельефом створки и стуктурой центрального поля (табл. 1). *C. planetophora* также отличается от *C. ocellata* по ряду количественных и качественных признаков. Несмотря на то, что диапазоны изменчивости основных диагностических признаков (диаметр створки, число штрихов в 10 мкм) у этих таксонов совпадают, то такие популяционные характеристики, как средние значения, по нашим данным резко различаются (табл. 2).

Кроме этого, *C. planetophora* отличается от *C. ocellata* частотой расположения краевых выростов, количеством центральных выростов и числом опор у них. Среди качественных различий важно отметить наличие у *C. ocellata* сосочков, отсутствующих у других таксонов этой группы, и своеобразную структуру центрального поля (табл. 1).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Афанасьев Г. Д. Донные отложения озера Севан // Тр. Совета по изуч. производит. сил (СОПС) Акад. наук СССР. Т. 3. Вып. 2. Сер. Закавказская. Вып. 6. Бассейн озера Севан (Гокча). Л., 1933. С. 59—146.

Владимирова К. С. Фитопланктон озера Севан // Тр. Севанск. гидробиол. ст. 1947. Т. 9. С. 69—144.

Генкал С. И., Загоренко Г. Ф. Новые данные о тонкой структуре панциря *Cyclotella ocellata* Pant. (*Bacillariophyta*) // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. 1987. № 74. С. 11—15.

Генкал С. И., Кузьмин Г. В. Ультраструктура и морфологическая изменчивость панциря *Cyclotella ocellata* Pant. (*Bacillariophyta*) // Нов. сист. низш. раст. 1979. Т. 16. С. 5—7.

Козыренко Т. Ф., Логинова Л. П., Генкал С. И. и др. Род: Cyclotella Kütz. // Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). Т. 2. Вып. 2. СПб., 1992. С. 24—47.

Петрова Н. А. Состав и динамика фитопланктона Якимваарского залива // Комплексные исследования шхерной части Ладожского озера. М.—Л., 1961. С. 211—235.

Порецкий В. С., Шешукова В. С. Диатомовые Телецкого озера и связанных с ним рек // Диатомовый сборник. Л., 1953. С. 107—172.

Чхаидзе Р. И. Сезонная динамика качественного состава фитопланктона озера Джандари и Палиастоми // Тр. Груз. ВНИРО. 1969. Т. 14. С. 15—29.

Эргашев А. Э. Видовой состав флоры водорослей водоемов Голодной степи // Флора водорослей водоемов Узбекистана. Ташкент, 1969. С. 32—143.

Hakansson H. Cyclotella meneghiniana Kütz. (*Bacillariophyceae*) its morphology and reappraisal of similar species // Beih. 100 zur Nova Hedwigia. 1990a. P. 19—37.

Hakansson H. A comparison of *Cyclotella krammeri* sp. nov. and *C. schumannii* Hakansson stat. nov. with similar species // Diatom Research. 1990b. Vol. 5. N 2. P. 261—272.

Hakansson H. Morphological and taxonomic problems in for *Cyclotella species* (*Bacillariophyceae*) // Diatom Research. 1993. Vol. 8. N 2. P. 309—316.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. 3. Teil: *Centales, Fragilariaceae, Eunotiaceae* // Su wasserflora von Mitteleuropa Bd 213. Stuttgart-Jena, 1991. P. 1—576.

Schmidt A. Atlas der Diatomaceenkunde. Aschersleben-Leipzig, 1874—1959.

Институт биологии внутренних вод
им. И. Д. Папанина РАН
пос. Борок, Ярославская обл.

Получено 17 IV 1995

SUMMARY

The results of the electron microscopical study of frustule morphology in *Cyclotella kuetzingiana* var. *planetophora* Fricke are presented. Its new status — *C. planetophora* (Fricke) Genkal is suggested on the basis of the differences in frustule morphology from other taxa similar in other morphological features.

УДК 582.26 : 578.086 : 578.088.1

Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 1

© Н. И. Самсонов

О СОХРАННОСТИ ПАНЦИРЕЙ ДИАТОМОВЫХ (*BACILLARIOPHYTA*) МОРСКОГО ЛЬДА ПРИ ОБРАБОТКЕ ИХ ПЕРЕКИСЬЮ

N. I. SAMSONOV. ON PRESERVATION OF THE FRUSTULES OF SEA-ICE DIATOMS (*BACILLARIOPHYTA*) AFTER THE CLEANING OF THESE IN PEROXIDE

Показано влияние кипящей перекиси водорода на сохранность ледовых диатомовых при очистке их клеток. Обнаружено, что наиболее подвержены разрушению панцири 7 видов — *Berkeleya rutilans, Corethron criophilum, Cylindrotheca closterium, Entomoneis kjellmanii, E. kufferathii, Proboscia alata* и *Rhizosolenia styliformis.* Для объективной оценки таксономического состава ледовых сообществ рекомендовано при обработке материала, наряду с очисткой в перекиси, проводить его промывку в спирте.

Систематика диатомовых водорослей основывается на морфологических признаках панциря и створки. Для их выявления необходимо провести очистку панциря от органических включений. В настоящее время существует целый ряд способов холодной и горячей очистки (Кольбе, 1916; Hendey, 1938; Hustedt, 1958; Козлова, 1964; Swift, 1967; Hasle, Fryxell, 1970). Сжигание органики происходит в результате реакции органических соединений клетки с концентрированными кислотами (серной или азотной), сильными окислителями ($KMnO_4$ или $K_2Cr_2O_7$) или пергидролем (H_2O_2). Эти реактивы негативно воздействуют на слабоокремнелые панцири современных диатомей, вызывая их частичное или полное растворение. Настоящая работа посвящена выявлению видов антарктических диатомей, панцири которых при очистке в перекиси повреждаются наиболее сильно.

Материал и методика

Материалом исследования послужили образцы льда и фитопланктона, собранные в 1987—1988 гг. В. А. Николаевым (БИН РАН) в ходе 1-го рейса научно-исследовательского судна «Академик Федоров» в Индийском и Тихоокеанском секторах Южного океана. Пробы приледового планктона отбирали батометром и планктонной сетью. Битый лед захватывали непосредственно с борта во время движения судна. Керны льда вырезали с помощью кольцевого бура. Пробы консервировали добавлением 30%-го раствора формальдегида, нейтрализованного насыщенным раствором карбоната кальция, который приливался к пробам до появления слабого запаха (2—4 мл фиксатора на 100 мл пробы) (Киселев, 1969). Определение и подсчет численности видов проводили на научно-исследовательском микроскопе NU-2 и сканирующем электронном микроскопе JSM-35. В каждом препарате количество клеток диатомей вычисляли в 10—15 горизонтальных рядах. Всего исследовано 65 проб.

Часть пробы, предназначенную для очистки панцирей диатомовых водорослей, переносили в пробирку и отмывали от фиксатора 3-кратной промывкой в дистиллированной воде с промежутком в 1 сут. Отсутствие створок в удаляемой части воды проверяли просмотром нескольких капель из верхней части пробирки под микроскопом. К отмытой от фиксатора пробе приливали 5—10 мл 30%-го раствора пергидроля, помещали в термостойкий стакан и кипятили 3—5 мин. (Буйницкий и др., 1974). После осаждения створок пробу отмывали от остатков перекиси 3-кратной промывкой в дистиллированной воде. Отсутствие перекиси проверяли лакмусом, окрашивающимся в щелочной среде в синий цвет, а в нейтральной — в светло-фиолетовый. Контроль степени сжигания органики проводили под микроскопом. В случае неполного сжигания органического материала операцию повторяли. Незначительное количество сохранившейся органики было отмечено лишь у некоторых видов родов *Coscinodiscus* Ehr. и *Thalassiosira* Cl. Дальнейшие процедуры по приготовлению постоянных препаратов диатомовых водорослей выполняли по общепринятой методике (Hasle, Fryxell, 1970; Диатомовые..., 1974).

Результаты и их обсуждение

При сравнении видового состава и обилия диатомовых водорослей в очищенных и не подвергнутых обработке перекисью пробах выяснилось, что разные виды реагируют на сжигание органики неодинаково. К группе видов, панцири которых разрушаются наиболее сильно, относятся *Cylindrotheca closterium* (Ehr.) Reim. et Lewin, *Berkeleya rutilans* (Trent.) Grun., *Corethron criophilum* Castr., *Proboscia alata* (Bright.) Sund., *Rhizosolenia styliformis* Bright., *Entomoneis kjellmanii* Cl. и *E. kufferathii* Manguin.

Количество очищенных от органического вещества створок *Cylindrotheca closterium* (табл. I, *1a*) в обработанных перекисью пробах из нижних горизонтов льдины на 58—82 % меньше их количества в необработанных пробах. Часть сохранившихся

панцирей этого вида проявляется в форме едва различимых контуров створок (табл. I, *1б*). Панцири вида *Berkeleya rutilans* (табл. I, *2а*), обильного в паковом льду моря Космонавтов, менее подвержены разрушению, у них растворяются главным образом краевые участки створок (табл. I, *2б*), а более окремнелые части — полюса и осевое ребро — остаются целыми. Численность обработанных в перекиси створок *B. rutilans* снижается по сравнению с необработанным материалом на 16—18 %.

Слабоокремнелые панцири планктонной диатомеи *Corethron criophilum* (табл. I, *3а*) после обрабоки в H_2O_2 разрушаются до фрагментов пояска (табл. I, *3б*). От панцирей центрических диатомей *Proboscia alata* (табл. I, *4а*) и *Rhizosolenia styliformis* (табл. II, *1а*) при очистке остаются только створки, а поясковая зона разрушается (табл. I, *4б*; II, *1б*). Количество поврежденных панцирей составляет 79—87 % от общего числа клеток. Створки 2 пеннатных диатомей *Entomoneis kjellmanii* (табл. II, *2а*) и *E. kufferathii* (табл. II, *3а*), обычных в толще и нижних горизонтах льда, при сжигании органики подвергаются меньшему разрушению, чем у вышеперечисленных видов. Количество поврежденных створок (табл. II, *2б*, *3б*) составляет лишь около 5—8 % общей численности клеток.

К водорослям, незначительно пострадавшим при очистке, относятся *Asteromphalus hookeri* Ehr., *Coscinodiscus bouvet* Karst., *C. centralis* Ehr., *Pseudonitzschia lineola* (Cl.) Hasle, *P. turgidula* (Hust.) Hasle, *P. turgiduloides* (Hasle) Hasle и *Synedra reinboldii* V. H. Сильно удлиненные панцири *S. reinboldii* (до 250 мкм дл.) (табл. II, *4а*) разрушаются (разламываясь посередине или у концов) (табл. II, *4б*). У некоторых крупных морских центрических диатомей *Asteromphalus hookeri*, *Coscinodiscus bouvet* и *C. centralis* иногда слабому разрушению подвергаются краевые участки панциря, а у пеннатных диатомовых *Pseudonitzschia lineola, P. turgidula* и *P. turgiduloides* — только полюса створок.

Хорошую сохранность при обработке в перекиси имеют *Actinocyclus actinochilus* (Ehr.) Simonsen, *Asteromphalus parvulus* Karst., *Chaetoceros bulbosum* (Ehr.) Heiden et Kolbe, *Coscinodiscus oculus-iridis* Ehr., споры *Eucampia antarctica* Castr., *Fragilariopsis curta* (V. H.) Hust., *F. cylindrus* (Grun.) Krieger, *F. kerguelensis* (O. M.) Hust., *F. obliquecostata* (V. H.) Heiden et Kolbe, *F. rhombica* (O. M.) Hust., *F. ritscherii* Hust., *Thalassiosira gracilis* (Karst.) Hust., *T. gracilis* var. *expecta* (V. L.) Fryxell et Hasle, *T. ritscherii* (Hust.) Hasle и *T. tumida* (Janisch) Hasle. Сильноокремнелые панцири этих видов не подверглись заметному разрушению.

Выводы

При сравнении сохранности диатомовых в очищенных с помощью перекиси и в не подвергнутых обработке пробах подтверждаются данные о повреждении, а иногда и полном растворении слабоокремнелых створок. Однако при кипячении в перекиси сильному разрушению подвергаются лишь 7 видов ледовых диатомей с очень тонкими створками. Более окремнелые панцири сохраняются достаточно хорошо. В результате применение 30%-го раствора пергидроля при температуре кипения может быть использовано для очистки образцов диатомовых водорослей морского льда и приледового фитопланктона. Однако для сохранности естественного таксономического состава диатомей в пробах желательно также использовать параллельную промывку материала в спирте (Николаев, 1987).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буйницкий В. Х., Козыренко Т. Ф., Шамонтьев В. А. Микроскопические водоросли в припайных льдах моря Дейвиса // Пробл. Аркт. и Антаркт. 1974. Вып. 45. С. 100—109.

Диатомовые водоросли СССР: ископаемые и современные. Л., 1974. Т. 1. 403 с.

Киселев И. А. Планктон морей и континентальных водоемов. Л., 1969. Т. 1. 146 с.

Козлова О. Г. Диатомовые водоросли Индийского и Тихоокеанского секторов Антарктики. М., 1964. 167 с.

Кольбе Р. Р. К технике изготовления препаратов диатомовых водорослей // Журн. микробиол. 1916. Т. 3. № 1—2. С. 69—76.

Николаев В. А. Морфология, таксономия и систематика диатомовых водорослей класса *Centrophyceae*: Дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1987. 245 с.

Hasle G. R., Fryxell G. A. Diatoms cleaning and mounting for light and electron microscopy // Trans. Amer. Microscop. Soc. 1970. Vol. 89. N 4. P. 469—474.

Hendey N. I. An efficient technique for cleaning diatoms // J. Roy. Microscop. Soc. 1938. Vol. 58. P. 49—52.

Hustedt F. Preparation und Untersuchungsmethoden fossiler Diatomeen // H. Freund Handbuch der Mikroskopie in der Technik. 1958. Vol. 2. N 3. P. 425—450.

Swift E. Cleaning diatom frustules with ultraviolet radiation and peroxide // Phycologia. 1967. Vol. 6. N 2-3. P. 161—163.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 22 II 1995

SUMMARY

The effect of boiling hydrogen pyroxide on the preservation of sea-ice diatom frustules during the diatom cells cleaning was investigated. The most destructed frustules were found in 7 species — *Berkeleya rutilans, Corethron criophilum, Cylindrotheca closterium, Entomoneis kjellmanii, E. kufferathii, Proboscia alata* and *Rhizosolenia styliformis.* It is recommended to rinse material in strong alcohol in addition to peroxide treatment.

УДК 581.526.325.2(285) : 581.552

Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 1

© А. Г. Охапкин

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ФИТОПЛАНКТОНА КАК ПОКАЗАТЕЛЬ СТАДИИ СУКЦЕССИИ РАВНИННЫХ ВОДОХРАНИЛИЩ

A. G. OKHAPKIN. THE TAXONOMICAL STRUCTURE OF PHYTOPLANKTON AS AN INDICATOR OF THE SUCCESSION STAGE IN PLAIN RESERVOIRS

Установлены различия пропорций альгофлоры некоторых волжских водохранилищ в зависимости от стадии сукцессии фитопланктона. Начальные этапы формирования альгофлоры отличались более высокой долей таксонов внутривидового ранга, родовой спектр — повышенной представленностью эвгленовых водорослей. Показана тенденция упрощения таксономической структуры планктонных сообществ с увеличением возраста водоемов, а также по сравнению с речными условиями.

Процессы лимногенеза, протекающие при формировании крупных равнинных водохранилищ, сопровождаются последовательной сменой планктонных сообществ (аллогенной сукцессией), вызванной коренной перестройкой гидролого-гидрохимических условий в новых водоемах (Волга..., 1978; Водохранилища мира, 1979; The river Volga..., 1979; Приймаченко, 1981). При этом видовой состав образующихся сообществ, как компонент их структурной организации, закономерно меняется в ходе сукцессии, отражая переход от реофильных условий к лимническим (Кузьмин, 1971; Охапкин, 1994, 1995).

Цель настоящего исследования — попытка сравнения таксономического состава фитопланктона некоторых водохранилищ волжского каскада, находящихся на разных стадиях формирования альгологического режима.

Материал и методика

Исследовали фитопланктон 3 водохранилищ: Горьковского, Рыбинского и Чебоксарского. Чебоксарское водохранилище — молодое, его заполнение началось в конце 1980 г.; Горьковское и Рыбинское — более зрелые, их возраст достигает уже нескольких десятков лет.

Материалом для настоящей работы послужили результаты собственных исследований альгофлоры водохранилищ в течение 70—80-х годов, литературные данные, а также сведения о составе фитопланктона Горьковского водохранилища в 1988—1992 гг., любезно предоставленные нам Л. Г. Корневой, И. А. Микульчик и О. Я. Андросовой, за что автор выражает им искреннюю признательность.

Методические подходы к изучению видового состава альгоценозов и лимнологическая характеристика изученных водохранилищ приведены в цитированной далее литературе.

Результаты и их обсуждение

Видовой состав фитопланктона Чебоксарского водохранилища подробно освещен нами ранее (Охапкин, 1994), поэтому остановимся более подробно на характеристике альгофлоры Горьковского водохранилища. Имеются сведения о составе планктонных фитоценозов незарегулированной р. Волги до заполнения водохранилища (Павлинова, 1930; Есырева, 1945) и непосредственно перед затоплением водоема (Приймаченко, 1959). В последних 2 работах приведено общее число зарегистрированных в толще воды видов, разновидностей и форм водорослей, отмечено преобладание диатомовых и зеленых в 30-е годы и зеленых в сентябре 1955 г. (табл. 1). В дальнейшем закономерности формирования состава и динамика обилия водорослей изучались рядом авторов (Приймаченко, 1961; Есырева, 1967; Есырева и др., 1968; Лаврентьева, 1977, 1979; Волга..., 1978; Есырева, Юлова, 1978, 1980; The river

ТАБЛИЦА 1

Динамика видового богатства фитопланктона незарегулированной р. Волги и Горьковского водохранилища в 50—70-е годы

Отделы	Р. Волга		Горьковское водохранилище					
	1935—1937 гг. (Есырева, 1945)	1955 г. (Приймаченко, 1959)*	1956—1957 гг. (Приймаченко, 1961)	1961—1966 гг. (Есырева и др., 1968)	1961—1972 гг. (Есырева, 1967; Есырева, Юлова, 1978, 1980)	1973—1975 гг. (Лаврентьева, 1977, 1979)*	1969—1976 гг. (Кузьмин, 1980)	1956—1992 гг. (наши данные с учетом литературных)
Cyanophyta	49	15	29	63	77	21	58	94
Chrysophyta	4	—	13	14	30	7	19	46
Bacillariophyta	234	38	89	128	53	33	112	234
Xanthophyta	2	—	3	3	12	1	6	16
Cryptophyta+	4							18
Dinophyta		3	9	3	21	3	15	25
Raphidophyta	—	—	—	—	—	—	—	1
Euglenophyta	8	5	28	26	14	8	32	37
Chlorophyta	116	52	139	210	228	66	184	354
Rhodophyta	—	—	—	1	—	—	—	—
Всего	417	113	310	448	435	139	426	825

Примечание. * — приведено число наиболее часто встречающихся видов.

ТАБЛИЦА 2

Относительное видовое богатство фитопланктона различных районов р. Волги, %

Районы р. Волги, годы наблюдений	Отделы водорослей						
	синезеленые	золотистые	диатомовые	желтозеленые	криптофитовые+динофитовые	эвгленовые	зеленые
Незарегулированная р. Волга, г. Рыбинск—г. Н. Новгород, 1935—1937 гг.	11.7	1	56.1	0.5	1	1.9	27.8
То же, г. Ярославль—устье р. Оки, 1955 г.	13.3	—	33.7	—	2.6	4.4	46
То же, г. Городец—г. Чебоксары, 1966—1979 гг.	9.4	4.1	31.3	2.5	2.1	9.9	40.7
Рыбинское водохранилище, 1953—1969 гг.	17.4	10	30.7	2.3	2	8.1	29.5
То же, 1974—1989 гг.	9.2	3.9	25.7	2.1	3.2	6.8	49.1
» » 1953—1989 гг.	13.9	7.4	27.1	2.3	2.6	7.7	39
Горьковское водохранилище, 1956—1992 гг.	11.4	5.6	28.4	1.9	5.2	4.5	43
Чебоксарское водохранилище, 1981—1990 гг.	11	5.8	26	3	2.4	12.3	39.5

Volga..., 1979; Кузьмин, 1980). Литературные данные о таксономической структуре альгофлоры Горьковского водохранилища в разные годы приведены в табл. 1. Судя по этим данным, на первых стадиях аллогенной сукцессии видовое богатство планктонных фитоценозов сократилось, причем особенно резко — среди синезеленых и диатомовых водорослей. Эта тенденция четко видна не только по абсолютному числу видов, разновидностей и форм водорослей, обнаруженных каждым исследователем в определенный период существования водоема, но и по относительному видовому богатству — характеристике менее зависимой от степени изученности видового состава (табл. 2, рис. 1). Изменение пропорций флоры водохранилища проявляется в уменьшении роли диатомовых и синезеленых на первых стадиях сукцессии (1956—1957 гг., рис. 1) и постепенном возрастании относительного видового богатства золотистых и зеленых за счет порядка *Chlorococcales*. Тенденции изменения видового состава флоры и соотношения криптофитовых, динофитовых, а также эвгленовых водорослей за период исследований альгофлоры р. Волги достоверно не выявлены (рис. 1). Значение синезеленых водорослей в формировании видового состава фитопланктона водохранилища после окончания периода коренных структурных преобразований планктонных сообществ в 60—70-е годы возрастало. Затем, в 80—90-е годы, после наступления многоводной фазы гидрологического цикла Волги (Литвинов, 1993), количество видов синезеленых снижалось вследствие лимитирующего их вегетацию воздействия повышенной гидродинамики водной среды (Webster, Hutchinson, 1994). Та же картина наблюдается и в Рыбинском водохранилище (Корнева, 1993). Увеличение роли *Chlorophyta* в формировании видового

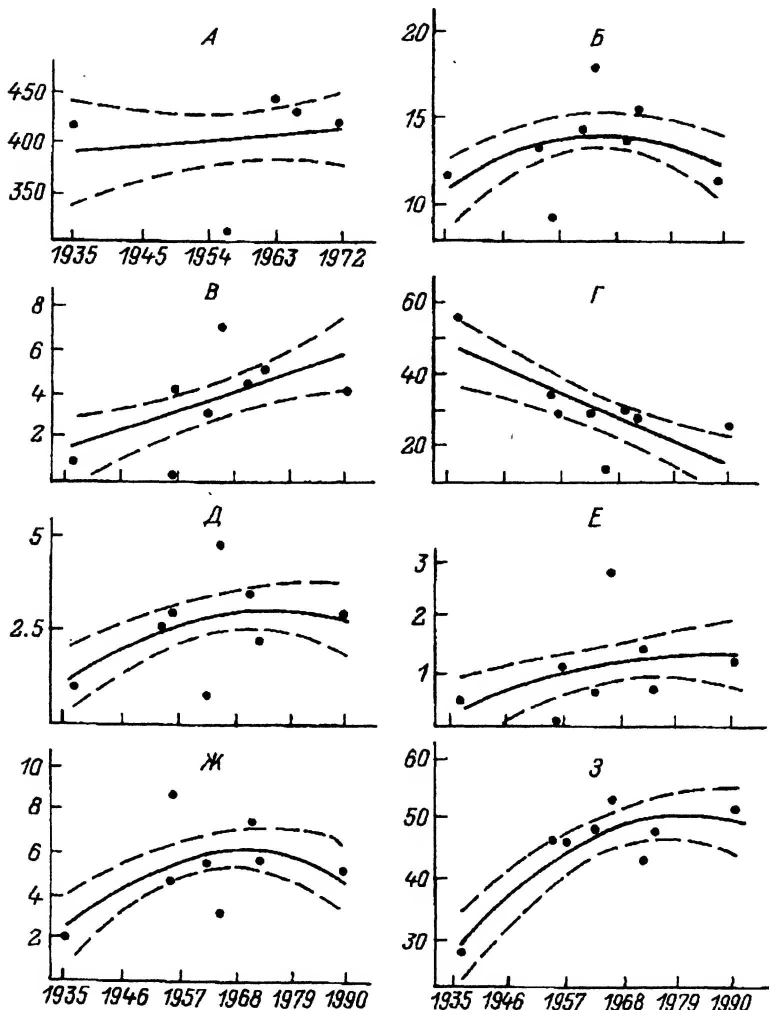


Рис. 1. Годичная динамика видового богатства фитопланктона Горьковского водохранилища.

А — общее видовое богатство ($y = 388.7 + 0.8x$, $r = 0.19$, $p > 0.05$). *Б—З* — относительное видовое богатство: *Б* — синезеленые ($y = 10.5 + 0.23x - 0.004x^2$, $r = 0.47$, $p > 0.05$); *В* — золотистые ($y = 1.25 + 0.08x$, $r = 0.59$, $p < 0.05$); *Г* — диатомовые ($y = 46.28 - 0.61x$, $r = 0.76$, $p < 0.01$); *Д* — криптофитовые и динофитовые ($y = 0.93 + 0.1x - 0.001x^2$, $r = 0.5$, $p > 0.05$); *Е* — желто-зеленые ($y = 0.24 + 0.04x - 0.0004x^2$, $r = 0.41$, $p > 0.05$); *Ж* — эвгленовые ($y = 2.04 + 0.24x - 0.002x^2$, $r = 0.59$, $p > 0.05$); *З* — зеленые ($y = 28.37 + 0.97x - 0.1x^2$, $r = 0.89$, $p < 0.05$). По осям ординат: *А* — общее число видов, разновидностей и форм; *Б—З* — относительное видовое содержание, %. По осям абсцисс — годы наблюдений.

состава фитопланктона равнинных водохранилищ за счет разнообразия представителей порядка *Chlorococcales* и постепенное снижение относительного видового богатства *Bacillariophyta* являются общей тенденцией, связанной как с трансформацией гидрологического режима Волги, так и с процессами антропогенного евтрофирования (табл. 2).

Таксономическая структура фитопланктона Горьковского водохранилища по обобщенным за период его существования данным с учетом электронно-микроскопических исследований (Генкал, 1992, 1995; Genkal, 1993; Karayeva, Genkal, 1993) приведена в табл. 3. Число обнаруженных в планктоне таксонов видового и внутривидового ранга сопоставимо с таковым в Рыбинском, Чебоксарском водохранилищах, а также в незарегулированной р. Волге на участке от г. Городца до г. Чебоксары

ТАБЛИЦА 3

Таксономическая структура фитопланктона Горьковского водохранилища

Отделы	Порядок	Род	Вид	Внутривидовые таксоны	Идентифицированные до рода
Cyanophyta	3	21	78	16	—
Chrysophyta	3	13	40	6	—
Bacillariophyta	6	39	195	38	1
Xanthophyta	2	11	16	—	—
Cryptophyta	1	3	17	—	1
Dinophyta	2	4	22	2	1
Raphidophyta	1	1	—	—	1
Euglenophyta	1	7	32	5	—
Chlorophyta	10	109	327	24	3
Всего	29	208	727	91	7

(Юлова, 1982; Корнева, 1993; Охапкин, 1994). Более интересным и информативным, на наш взгляд, является сравнение не абсолютного числа зарегистрированных в разные годы и в разных водоемах таксонов водорослей, а относительные соотношения отдельных таксономических категорий и некоторые флористические коэффициенты, применяемые как в сравнительной флористике высших растений, так и при характеристике альгофлоры различных водных экосистем (Шмидт, 1980; Харитонов, 1981; Сафонова, Ермолаев, 1983; Васильева, 1989; Корнева, 1990, 1993, и др.).

В фитопланктоне евтрофного Чебоксарского водохранилища по сравнению с состоянием до зарегулирования стока р. Волги возрастало значение синезеленых водорослей и снижалось — диатомовых (как и в Горьковском); усилилась также относительная представленность видов золотистых и эвгленовых водорослей, особенно в прибрежно-мелководной зоне водоема (Охапкин, 1994).

В формировании таксономической структуры альгофлоры более молодого и евтрофного Чебоксарского водохранилища отмечается меньшая представленность таксонов видового ранга, чем в более зрелых Горьковском и Рыбинском (табл. 4), и более заметно число разновидностей и форм, особенно в сравнении с Горьковским водохранилищем. Родовой коэффициент альгофлоры Чебоксарского водохранилища колебался в разных отделах — от 2.2 у желто-зеленых до 11.2 у эвгленовых, составляя с учетом всего видового богатства 3.6, что мало отличается от аналогичного показателя для Шекснинского, Рыбинского и Горьковского водохранилищ и водоемов Северо-Двинской системы (Корнева, 1989, 1990, 1993). Отношение числа видов к числу внутривидовых таксонов в Чебоксарском водохранилище на начальных этапах формирования фитопланктона (табл. 5) в целом в 1.7 раза ниже, чем в Горьковском водохранилище, и сходно с таковым (5.3) в Рыбинском в 50—60-х годах. Таким образом, тенденция упрощения таксономической структуры альгофлоры с возрастом водохранилища является общей для ряда водоемов Верхней и Средней Волги, что на наш взгляд определяется не только влиянием антропогенного евтрофирования, но прежде всего соотношением частоты и силы внешних нарушений структуры сообщества и ресурсной обеспеченности продукционного процесса. При достаточной или высокой степени ресурсной обеспеченности вегетации фитопланктона (среднегодовые концентрации общего фосфора около 100 мкг/л) в Чебоксарском водохранилище на первых ступенях его формирования, когда влияние внешних аллогенных возмущений на водоем превышало роль автогенных, внутриводоемных процессов, возрастает относительное значение в формировании альгофлоры таксонов внутривидового ранга, особенно у диатомовых, эвгленовых и зеленых водорослей. В более зрелом состоянии с формированием в водоемах комплексов лимнического типа отношение

ТАБЛИЦА 4

Соотношение различных систематических групп фитопланктона в некоторых водохранилищах волжского каскада, %

Водохранилища, гг.	Отделы водорослей								Общий состав
	синезеленые	золотистые	диатомовые	желтозеленые	криптофитовые	динофитовые	эвгленовые	зеленые	
Рыбинское, 1953—1969 гг.	13.3/4.0	8.8/1.2	23.3/7.4	2.3/—	0.9/—	1.2/—	6.4/1.8	28.0/1.4	84.2/15.8
» 1974—1989 гг.	8.7/0.5	3.5/0.5	19.8/5.9	2.1/—	1.2/—	1.9/—	5.7/1.1	45.1/4.0	88.0/12.0
» 1953—1989 гг.	9.8/4.0	6.4/1.0	20.6/6.6	2.3/—	0.9/—	1.7/—	5.9/1.8	35.8/3.2	83.4/16.6
Горьковское, 1956—1992 гг.	9.4/1.9	4.8/0.7	23.6/4.6	1.9/—	2.1/—	2.7/0.2	3.9/0.6	39.6/2.9	88.0/10.9
Чебоксарское, 1981—1990 гг.	8.8/1.3	4.9/0.5	17.4/7.6	2.8/—	0.8/—	0.9/0.1	8.7/3.5	34.0/3.9	78.3/16.9

Примечание. Над чертой — число видов, под чертой — число внутривидовых таксонов.

ТАБЛИЦА 5

Некоторые флористические коэффициенты фитопланктона Горьковского (1) и Чебоксарского (2) водохранилищ

Отношение	Водохранилище	Отделы водорослей								Общий состав
		синезеленые	золотистые	диатомовые	желтозеленые	криптофитовые	динофитовые	эвгленовые	зеленые	
Числа видов к числу родов	1	3.7	3.1	5.0	1.4	5.7	5.5	4.6	3.0	3.5
	2	3.1	3.5	3.6	2.2	3.0	2.3	11.2	3.5	3.6
Числа видов к числу внутривидовых таксонов	1	4.9	6.7	5.1	—	—	11.0	6.4	13.6	8.0
	2	6.8	9.5	2.3	—	—	7.0	2.5	8.8	4.6

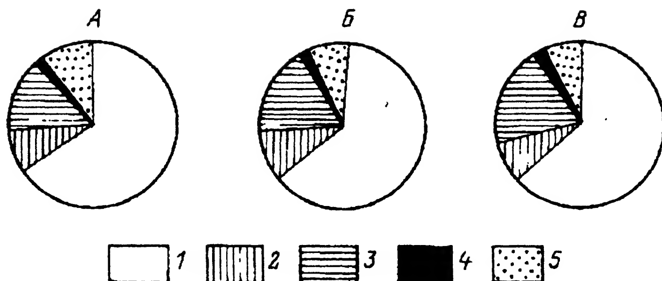


Рис. 2. Экологическая характеристика фитопланктона Рыбинского (*А*), Горьковского (*Б*) и Чебоксарского (*В*) водохранилищ.

Водоросли: *1* — планктонные, *2* — бентосные, *3* — литоральные, *4* — эпибионты, *5* — обитатели обрастаний.

числа видов к числу внутривидовых таксонов увеличивается, и таксономическая структура альгофлоры упрощается при относительной стабилизации гидролого-гидрохимических условий и постепенном возрастании степени трофности водохранилищ.

Оценка родового состава фитопланктона изученных водоемов показала большую представленность в альгофлоре молодого Чебоксарского водохранилища эвгленовых водорослей (*Trachelomonas, Euglena, Phacus*), что отражает влияние заболоченного водосбора левобережья р. Волги (Панфилов, 1974; Волга..., 1978) и характерно для первых стадий сукцессии.

Соотношение водорослей из разных экологических групп в водохранилищах более стабильно, чем флористические показатели, и указывает на преобладание пелагического комплекса организмов (рис. 2). Несколько более высокая доля литоральных компонентов в альгофлоре Чебоксарского водохранилища, по-видимому, является следствием влияния прибрежно-мелководной зоны водоема на формирование видового состава его фитопланктона. Также довольно стабильным оказалось и распределение водорослей по отношению к сапробности среды (рис. 3). С возрастанием степени загрязнения водохранилищ легкоминерализуемым органическим веществом в ряду от Рыбинского до Чебоксарского возрастает относительное обилие водорослей, имеющих показатели сапробности: от β—α-мезосапробов до полисапробов (соответственно 12.4, 15.6 и 17.1 %); во всех водоемах, как и ранее, преобладают β-мезосапробы.

Таким образом, анализ состава водорослей на уровне крупных таксономических категорий показал заметные отличия в пропорциях альгофлоры водохранилищ на разных ступенях формирования гидробиологического режима. Общей тенденцией

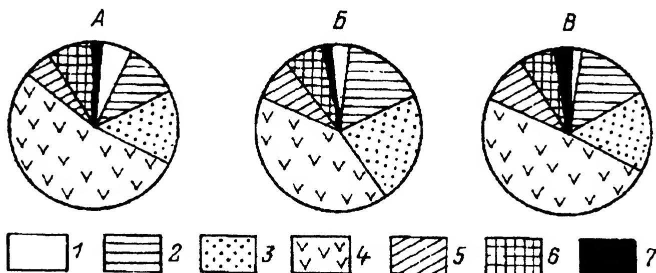


Рис. 3. Соотношение видов-индикаторов различных зон сапробности во флоре водорослей Рыбинского (*А*), Горьковского (*Б*) и Чебоксарского (*В*) водохранилищ.

1 — ксеносапробы и ксено-олигосапробы, *2* — олигосапробы, *3* — олиго-β-мезосапробы и β-мезо-олигосапробы, *4* — β-мезосапробы, *5* — β-α-мезосапробы и α-β-мезосапробы, *6* — α-мезосапробы, *7* — α-мезо-полисапробы и полисапробы.

трансформации состава фитопланктона рек мезотрофно-евтрофного трофического статуса является упрощение таксономической структуры альгофлоры в сравнении с незатронутым гидростроительством состоянием и с периодом краткосрочных сукцессионных изменений, вызванных зарегулированием стока и образованием водоемов замедленного водообмена.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильева И. И. Анализ видового состава и динамики развития водорослей водоемов Якутии. Якутск, 1989. 48 с.

Водохранилища мира. М., 1979. 287 с.

Волга и ее жизнь. Л., 1978. 352 с.

Генкал С. И. Атлас диатомовых водорослей планктона реки Волги. СПб., 1992. 128 с.

Генкал С. И. О распространении в волжских водохранилищах некоторых представителей диатомовых водорослей рода *Aulacosira* Thw. // IV Всероссийская конференция по водным растениям (тез. докл.). Борок, 1995. С. 86—87.

Есырева В. И. Флора водорослей р. Волги от Рыбинска до г. Горького // Тр. Бот. сада МГУ. 1945. Кн. 5. Вып. 82. С. 10—90.

Есырева В. И. Материалы к изучению мелководий Горьковского водохранилища // Морфология растений. М., 1967. С.139—148.

Есырева В. И., Петрова М. А., Тухсанова Н. Г., Шахматова Р. А. Изучение гидрохимии, планктона и бентоса нижней части Горьковского водохранилища // Учен. зап. Горьковского ун-та. 1968. Вып. 90. Сер. биол. С. 72—75.

Есырева В. И., Юлова Г. А. Растительный планктон Горьковского водохранилища и незарегулированного участка р. Волги (*Chlorophyta*) // Наземные и водные экосистемы. Горький, 1978. С. 106—111.

Есырева В. И., Юлова Г. А. Растительный планктон Горьковского водохранилища и незарегулированного участка р. Волги (*Cyanophyta, Chrysophyta, Bacillariophyta, Pyrrophyta, Euglenophyta*) // Биологические основы повышения продуктивности и охраны растительных сообществ Поволжья. Горький, 1980. С. 84—89.

Корнева Л. Г. Структура и функционирование фитопланктона водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1989. 20 с.

Корнева Л. Г. Структура и динамика фитопланктона водоемов Северо-Двинской водной системы // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л., 1990. С. 159—175.

Корнева Л. Г. Фитопланктон Рыбинского водохранилища: состав, особенности распределения, последствия эвтрофирования // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб., 1993. С. 50—113.

Кузьмин Г. В. Фитопланктон Шекснинского водохранилища и сопредельной ему акватории Рыбинского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1971. 19 с.

Кузьмин Г. В. Биомасса и структура планктонных фитоценозов Горьковского водохранилища // Круговорот веществ и биологическое самоочищение водоемов. Киев, 1980. С. 68—75.

Лаврентьева Г. М. Фитопланктон водохранилищ волжского каскада // Изв. ГосНИОРХ. 1977. Т. 114. С. 11—133.

Лаврентьева Г. М. Некоторые аспекты развития фитопланктона Горьковского водохранилища // Горьковское водохранилище. Л., 1979. С. 36—48.

Литвинов А. С. Многолетняя и сезонная изменчивость водообмена водохранилищ волжского каскада // Экологические проблемы бассейнов крупных рек. Тез. междунар. конф., Тольятти, Россия, 6—10 сентября 1993 г. Тольятти, 1993. С. 93—94.

Охапкин А. Г. Фитопланктон Чебоксарского водохранилища. Тольятти, 1994. 275 с.

Охапкин А. Г. К вопросу о трансформации видовой структуры планктонных растительных сообществ в ходе аллогенной сукцессии // IV Всероссийская конференция по водным растениям (тезисы докладов). Борок, 1995. С. 112—114.

Павлинова Р. М. Биологическое обследование р. Волги в районе от Городца до Собчинского затона в 1926—1927 гг. // Тр. Ин-та сооружений Центр. комитета водоохранения. 1930. Вып. 2. С. 3—164.

Панфилов Д. Н. Воды // Природа Горьковской области. Горький, 1974. С. 126—179.

Приймаченко А. Д. Фитопланктон Волги от Ярославля до Сталинграда / Состав и численность фитопланктона до образования водохранилищ // Тр. Ин-та биологии водохр. АН СССР. 1959. Вып. 2 (5). С. 52—65.

Приймаченко А. Д. Фитопланктон Горьковского водохранилища в первые годы его существования (1956—1957) // Тр. Ин-та биологии водохр. АН СССР. 1961. Вып. 4(7). С. 3—19.

Приймаченко А. Д. Фитопланктон и первичная продукция Днепра и днепровских водохранилищ. Киев, 1981. 278 с.

Сафонова Т. А., Ермолаев В. И. Водоросли водоемов системы озера Чаны. Новосибирск, 1983. 152 с.

Харитонов В. Г. Диатомовые водоросли бассейна р. Анадырь (Чукотский автономный округ): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1981. 20 с.

Шмидт В. М. Статистические методы в сравнительной флористике. Л., 1980. 176 с.

Юлова Г. А. Фитопланктон р. Волги от Городца до Чебоксар: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1982. 25 с.

Genkal S. I. Large-celled, undulate species of the genus *Stephanodiscus* Ehr. in USSR reservoirs: morphology, ecology and distribution // Diatom Research. 1993. Vol. 8. N 1. P. 45—64.

Karayeva N. I., Genkal S. I. The diatoms of the genus *Navicula* Bory (*Bacillariophyta*) in the Volga river // Limnologica. 1993. Vol. 23. N 4. P. 309—321.

The river Volga and its life. Hague-Boston-London, 1979. 350 p.

Webster I. T., Hutchinson P. A. Effect of wind on the distribution of phytoplankton cells in lakes revisited // Limnol. Oceanogr. 1994. Vol. 39. N 2. P. 365—373.

Нижегородский государственный
университет им. Н. И. Лобачевского

Получено 12 I 1996

SUMMARY

The changes in the algoflora proportions depending upon phytoplankton succession stages were established for some Volga's reservoirs. The initial stages of algoflora formation were characterized by the higher frequencies of the intraspecies taxa as well as of genera of the euglenoid algae. The tendency towards to the simplification of the taxanomic structure of the plankton phytocenoses with the reservoir's age was shown.

УДК 582.32 (–925.17 + 23.073)

Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 1

© В. Я. Черданцева, С. К. Гамбарян, С. В. Осипов

МОХООБРАЗНЫЕ ВЕРХНИХ ПОЯСОВ ГОР АМУРО-УДСКОГО МЕЖДУРЕЧЬЯ (ДАЛЬНИЙ ВОСТОК)

V. YA. CHERDANTSEVA, S. K. GAMBARYAN, S. V. OSIPOV. THE BRYOPHYTES OF THE UPPER BELTS OF THE AMUR-UDA INTERFLUVE MOUNTAINS (FAR EAST)

В результате исследований, проведенных в осевой части хребтов Ям-Алинь, Дуссе-Алинь и Баджальский, выявлено 135 видов мохообразных. Среди них 37 видов печеночников и 98 видов (и 2 разновидности) листостебельных мхов. Отмечены новые виды для российского Дальнего Востока, южной части российского Дальнего Востока, Буреинского заповедника. Перечислены наиболее «активные» (Юрцев, 1968, 1987) и наиболее «ценотически активные» (Норин, 1978, 1979) виды.

Горы Амуро-Удского междуречья расположены в месте контакта таких различных в ботанико-географическом аспекте регионов, как Восточная Сибирь, Охотия, Маньчжурия. В горно-бореально-лесном поясе здесь господствуют летнехвойные и темнохвойные леса. Водораздельные части горных хребтов представляют собой высокогорья гольцового типа. Сведения о мохообразных верхнего пояса гор Амуро-Удского междуречья ограничиваются, главным образом, работой М. С. Игнатова с соавт. (1990). В ряде работ содержатся данные о мохообразных смежных территорий

(Бротерус и др., 1916; Комарова, Гамбарян, 1973; Комарова, Черданцева, 1973; Абрамова, Абрамов, 1977; Гамбарян, 1977, 1978; Koponen et al., 1978; Жукова, Прейс, 1980; Абрамова, Петелин, 1981; Стецура, 1983; Черданцева, Гамбарян, 1986, 1989; Абрамова и др., 1987, и др.).

Материалы к настоящей статье собраны С. В. Осиповым в процессе геоботанического исследования растительного покрова. Основное внимание уделено изучению видов напочвенных (эпигейных) местообитаний. Листостебельные мхи (порядка 850 образцов) определены В. Я. Черданцевой, печеночники (порядка 120 образцов) — С. К. Гамбарян.

Исследования проведены на 6 ключевых участках. Далее приводятся их географическое положение, координаты центра и площадь.

Хребет Ям-Алинь

Верховья р. Коврижка (приток р. Селиткан), 53° 25′ с. ш., 134° 49′ в. д., 200 км².
Истоки р. Селиткан, 53° 11′ с. ш., 134° 49′ в. д., 100 км².

Хребет Дуссе-Алинь

Правые истоки р. Левая Бурея, 52° 08′ с. ш., 134° 46′ в. д., 20 км².
Верховья р. Браи (приток р. Левая Бурея), 52° 03′ с. ш., 134° 43′ в. д., 50 км².

Баджальский хребет

Верховья р. Болоджок (приток р. Дуки-Макит), 50° 42′ с. ш., 135° 01′ в. д., 50 км².
Среднее течение р. Герби, 50° 38′ с. ш., 134° 20′ в. д., 50 км².

Ключевые участки, расположенные на хребте Ям-Алинь, относятся преимущественно к территории Амурской обл., частично — Хабаровского края, на хребтах Дуссе-Алинь и Баджальский — к Хабаровскому краю. Участки на хребте Дуссе-Алинь входят в территорию Буреинского заповедника.

Каждый из обследованных ключевых участков охватывает горно-тундровый и подгольцовый пояса и верхнюю часть горно-таежного пояса и имеет диапазон высот примерно от 1000 до 2000 м над ур. м.

В горно-тундровом поясе преобладают тундры и каменистые россыпи, обычны болотные и скальные местообитания. Растительный покров подгольцового пояса образован зарослями кедрового стланика *Pinus pumila* (Pall.) Regel, тундрами, лиственничными и еловыми редколесьями, каменноберезовыми криволесьями (*Betula lanata* (Regel) V. Vassil.), кустарниковыми зарослями (*Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar, *Salix krylovii* E. Wolf, *Betula divaricata* Ledeb., *Rhododendron aureum* Georgi). В подгольцовом поясе довольно широко распространены каменистые россыпи, скалы, встречаются болота, пустоши, луга. Растительный покров верхней части горно-таежного пояса образован летнехвойными (лиственничными — *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) и темнохвойными (еловыми — *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr.) лесами. В пойме обычны лиственные леса (*Salix cardiophylla* Trautv. et C. A. Mey, *Populus suaveolens* Fisch.). Встречаются болотные и скальные местообитания.

Чтобы отразить характер распространения видов мохообразных, составлена следующая схема типов местообитаний.

Эпигейные: 1 — темнохвойный зеленомошный, 2 — темнохвойный травяной, 3 — летнехвойный зеленомошный, 4 — летнехвойный сфагновый, 5 — лиственный травяной, 6 — каменноберезовый травяной, 7 — кедровостланиковый зеленомошный, 8 — кедровостланиковый сфагновый, 9 — кустарниковый зеленомошный, 10 — кустарниковый травяной, 11 — луговой мохово-разнотравный, 12 — пустошный мохово-кустарничково-травяной, 13 — тундровый кустарничково-моховой, 14 — тундровый кустарничково-лишайниковый, 15 — болотный долгомошный, 16 — болотный травяно-гипновый, 17 — болотный травяно-сфагновый, 18 — болотный сфагновый.

Водные: 19 — водно-болотный.

Эпилитные: 20 — каменистый, 21 — скальный.

Эпифитные: 22 — на иве (*Salix cardiophylla*) и тополе (*Populus suaveolens*), 23 — на ели (*Picea ajanensis*), 24 — на кедровом стланике (*Pinus pumila*).

Таксономический список листостебельных мхов составлен по системе, принятой

в работе М. С. Игнатова, О. М. Афониной (1992), печеночников — в основном по системе, принятой в работе Н. А. Константиновой с соавт. (1992). Для каждого вида цифрами указаны типы местообитаний, буквами — районы, в которых вид собран (Я — хребет Ям-Алинь, Д — хребет Дуссе-Алинь, Б — Баджальский хребет). Одной звездочкой отмечены новые виды для Буреинского заповедника, двумя — для южной половины российского Дальнего Востока, тремя — для Дальнего Востока.

HEPATICEA

Trichocoleaceae		
Blepharostoma trichophyllum (L.) Dum.	3, 10, 23	Я
Jungermanniaceae		
Tetralophozia setiformis (Ehrh.) Schljak.	20	Я, Б
Orthocaulis binsteadii (Kaal.) Buch	12—14, 20	Я, Б
O. kunzeanus (Hub.) Buch	10—13, 16	Я, Д, Б
Barbilophozia barbata (Schmid. ex Schreb.) Loeske	13, 20	Б
**B. lycopodioides* (Wallr.) Loeske	3, 10—12, 16, 20	Я, Д, Б
***Lophozia confertifolia* Schiffn.	20	Б
L. longiflora (Nees) Schiffn.	20	Б
***L. silvicoloides* N. Kitag.	13	Б
Gymnocolea inflata (Huds.) Dum.	16	Б
Anastrophyllum michauxii (F. Web.) Buch	3, 10, 20	Я, Б
Sphenolobus minutus (Schreb.) Berggr.	5, 11, 13, 20, 23	Я, Б
S. saxicola (Schrad.) Steph.	3, 7—10, 13, 14, 20	Я, Д, Б
Tritomaria quinquedendata (Huds.) Buch	9, 10, 13	Я, Б
Mylia taylori (Hook.) S. Gray	23	Я
M. verrucosa Lindb.	23	Я
Scapaniaceae		
Scapania irrigua (Nees) Nees	12	Я, Б
S. mucronata Buch	20	Б
S. paludicola Loeske et K. Muell.	16	Я, Б
S. subalpina (Nees ex Lindenb.) Dum.	10, 13	Я, Б
Macrodiplophyllum microdontum (Mitt.) H. Perss.	3, 9 20	Я, Б
Diplophyllum taxifolium (Wahlenb.) Dum.	20	Я, Б
Geocalicaceae		
Chiloscyphus polyanthos (L.) Corda	16	Я
Lepidoziaceae		
Lepidozia reptans (L.) Dum.	7	Я
Calypogeiaceae		
Calypogeia muelleriana (Schiffn.) K. Muell.	3	Я
C. neesiana (C. Mass. et Carest.) K. Muell.	20	Б
Cephaloziaceae		
Cephalozia bicuspidata (L.) Dum.	10, 12, 13	Я, Б
C. leucantha Spruce	10, 11, 13, 20	Я, Б
C. lunulifolia (Dum.) Dum.	23	Я
C. otaruensis Steph.	3	Я
Cladopodiella fluitans (Nees) Buch	16	Б
Odonthoschisma denudatum (Mart.) Dum.	12	Я

Cephaloziellaceae

***Cephaloziella hampeana* (Nees) Schiffn.	12	Я
***C. subdentata* Warnst.	16	Я

Ptilidiaceae

Ptilidium ciliare (L.) Hapme	7, 12—14	Я, Д, Б
P. pulcherrimum (G. Web.) Vain.	5, 20, 23, 24	Я, Б

Aytoniaceae

Reboulia hemisphaerica (L.) Raddi	21	Б

MUSCI

Sphagnaceae

Sphagnum angustifolium (Russ. ex Russ.) C. Jens.	4, 15, 18	Я, Д, Б
S. aongstroemii C. Hartm.	7	Я
S. balticum (Russ.) Russ. ex C. Jens.	8, 18	Я, Б
S. capillifolium (Ehrh.) Hedw.	3, 7, 13, 17	Я, Д, Б
S. compactum DC. in Lem. et DC.	16—18	Я, Д, Б
S. contortum Schultz	18	Б
S. cuspidatum Ehrh. ex Hoffm.	18	Я
**S. fallax* (Klinggr.) Klinggr.	3, 17	Я, Д
S. fimbriatum Wils. in Wils. et Hook. f.	15	Б
S. fuscum (Schimp.) Klinggr.	8, 13, 17, 18	Я, Б
S. girgensohnii Russ.	1, 3, 4, 7—9, 16, 17	Я, Д, Б
S. imbricatum Hornsch. ex Russ.	18	Я
S. lenense H. Lindb. ex Pohle	8, 17	Я, Д
S. lindbergii Schimp. ex Lindb.	18	Б
S. magellanicum Brid.	17, 18	Я, Д, Б
S. palustre L.	18	Я, Б
**S. riparium* Aongst.	17, 18	Я, Д, Б
S. russowii Warnst.	17, 18	Я, Б
S. squarrosum Crome	1	Д
S. teres (Schimp.) Aongstr. ex Hartm.	17	Я
S. warnstorfii Russ.	17, 18	Я, Б
S. wulfianum Girg.	10	Я

Andreaeaceae

Andreaea rupestris Hedw.	11	Я

Tetraphidaceae

Tetraphis pellucida Hedw.	7	Я

Polytrichaceae

Oligotrichum hercynicum (Hedw.) DC. in Lam. et DC.	14	Я
Pogonatum dentatum (Brid.) Brid.	1, 3	Я, Д
P. urnigerum (Hedw.) P. Beauv.	6	Д
Polytrichastrum alpinum (Hedw.) G. L. Sm. var. *alpinum*	6, 10, 12	Я, Д, Б
P. alpinum var. *fragile* (Bryhn) Long	13	Я
**Polytrichum jensenii* Hag.	4, 9, 15, 18	Я, Д, Б
P. juniperinum Hedw.	3, 11, 12, 14	Я, Д
**P. longisetum* Sw. ex Brid.	16, 17	Я, Д
P. piliferum Hedw.	12	Я
P. strictum Brid.	1, 3, 13, 14, 16, 17	Я

Splachnaceae

**Splachnum rubrum* Hedw.	9	Д
Tetraplodon angustatus (Hedw.) Bruch et Schimp. in B. S. G.	9	Я

Buxbaumiaceae

Buxbaumia aphylla Hedw.	1	Я

Pottiaceae

Anoectangium thomsonii Mitt.	21	Б
Oxystegus tenuirostris (Hook. et Tayl.) A. J. E. Smith	11	Я

Grimmiaceae

Racomitrium canescens (Hedw.) Brid.	14	Я, Б
R. ericoides (Web. ex Brid.) Brid.	9, 10, 20	Я, Б
R. fasciculare (Hedw.) Brid.	14	Б
R. lanuginosum (Hedw.) Brid.	14, 20	Я, Д, Б
R. microcarpon (Hedw.) Brid.	20	Б

Ditrichaceae

Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid.	5, 12	Я

Dicranaceae

Cynodontium tenellum (Bruch et Schimp. in D. S. G.) Limpr.	20	Б
Dicranum bergeri Bland. in Starke	12	Я, Д, Б
**D. bonjeanii* De Not.	3, 9, 12, 13	Я, Д, Б
D. congestum Brid.	1, 7, 8, 12, 13	Я, Д, Б
D. elongatum Schleich. ex Schwaegr.	7, 14, 18	Я, Б
D. fragilifolium Lindb.	1	Я
D. fuscescens Turn.	1, 3, 5, 7	Я
D. groenlandicum Brid.	12	Б
D. majus Sm.	1, 7, 9, 10, 13	Я, Д, Б
D. polysetum Sw.	13	Д, Б
D. scoparium Hedw.	1, 10, 12, 13, 23	Я, Б

Bryaceae

Pohlia cruda (Hedw.) Lindb.	10	Я
P. nutans (Hedw.) Lindb.	1, 3, 11, 13, 23	Я, Д, Б

Mniaceae

Mnium marginatum (Dicks.) Beauv.	22	Я
Plagiomnium maximoviczii (Lindb.) T. Kop.	22	Я
Rhizomnium pseudopunctatum (Bruch et Schimp.) T. Kop.	16	Я
Trachycystis ussuriense (Maack et Regel in Regel) T. Kop.	21	Б

Aulacomniaceae

Aulacomnium palustre (Hedw.) Schwaegr.	16	Я, Д, Б
A. turgidum (Wahlenb.) Schwaegr.	13, 14, 18	Я, Д, Б

Meesiaceae

Paludella squarrosa (Hedw.) Brid.	16	Я, Б

Bartramiaceae

Philonotis fontana (Hedw.) Brid. var. *pumila* (Turn.) Brid.	16	Я

Climaciaceae		
Climacium dendroides (Hedw.) Webr. et Mohr	5, 10, 11, 16	Я, Д
Leskeaceae		
Iwatsukiella leucotricha (Mitt.) Buck et Crum	23	Я
Thuidiaceae		
Abietinella abietina (Hedw.) Fleisch.	10	Б
Heterocladium dimorfum (Brid.) Schimp. in B. S. G.	12	Я
Helodiaceae		
**Helodium blandowii* (Web. et Mohr) Warnst.	16	Д
Amblystegiaceae		
Calliergon cordifolium (Hedw.) Kindb.	11, 16	Я, Д
C. richardsonii (Mitt.) Kindb. in Warnst.	16	Я
**C. stramineum* (Mitt.) Kindb. in Warnst.	16, 17	Я, Д
Drepanocladus aduncus (Hedw.) Warnst.	16, 19	Я
Limprichtia revolvens (Sw.) Loeske	19	Б
**Loeskypnum badium* (Hartm.) Paul	18, 19	Я, Д
Sanionia uncinata (Hedw.) Loeske	1—3, 6, 7, 9, 10—12, 22	Я, Д, Б
Sarmentypnum sarmentosum (Wahlenb.) Tuom. et T. Kop.	16	Я
Warnstorfia exannulata (Guemb. in B. S. G.) Loeske	16	Д
**W. fluitans* (Hedw.) Loeske	17—19	Я, Д, Б
Brachytheciaceae		
Brachythecium reflexum (Starke in Web. et Mohr) Schimp. in B. S. G.	10, 11	Я, Д
**B. starkei* (Brid.) Schimp. in B. S. G.	2	Д
****B. wichurae* (Broth.) Par.	6	Д
Tomentypnum nitens (Hedw.) Loeske	16	Я, Б
Plagiotheciaceae		
Plagiothecium denticulatum (Hedw.) Schimp. in B. S. G.	6, 10	Я, Б
P. laetum Schimp. in B. S. G.	1, 7	Я
**P. nemorale* (Mitt.) Jaeg.	11	Д
Hypnaceae		
Eurohypnum leptothallum (C. Muell.) Ando	21	Б
Hypnum callichroum Funck ex Brid.	23	Я
H. lindbergii Mitt.	10, 11, 15, 16	Я, Д, Б
H. plicatulum (Lindb.) Jaeg.	1, 2	Я, Б
Ptilium crista-castrensis (Hedw.) De Not.	1—6	Я, Д, Б
Pylaisiella polyantha (Hedw.) Grout	7, 9, 13, 22	Я
Hylocomiaceae		
Hylocomiastrum pyrenaicum (Spruce) Fleisch. in Broth.	2, 5, 6, 10, 11, 16	Я, Д, Б
Hylocomium splendens (Hedw.) Schimp. in B. S. G.	1, 2, 6, 7, 11	Я, Д, Б
Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt.	1—13	Я, Д, Б
Rhytidiadelphus subpinnatus (Lindb.) T. Kop.	10, 11, 16	Я, Д
R. triquetrus (Hedw.) Warnst.	1	Д
Rhytidiaceae		
Rhytidium rugosum (Hedw.) Kindb.	14	Я, Д, Б

Таким образом, выявлено 135 видов мохообразных. Среди них 37 видов печеночников из 22 родов (10 семейств), 98 видов и 2 разновидности листостебельных мхов из 48 родов (25 семейств). *Brachythecium wichurae* оказался новым видом для российского Дальнего Востока. Этот восточно-азиатский вид, распространенный в Китае и Японии, для территории России известен с Алтая (Игнатов, 1991). Для *Heterocladium dimorphum* здесь приводится второе местонахождение в Азии (Черданцева, 1989); первое местонахождение — на Камчатке. 4 вида печеночников являются новыми для южной половины российского Дальнего Востока: это арктоальпийский вид *Cephaloziella subdentata*, гипоарктический вид *Lophozia confertifolia*, бореальные виды *L. longidens* и *Cephaloziella hampeana*. Нахождение некоторых из них в этой части региона ранее только предполагалось (Гамбарян, 1993). Новинкой для материковой части юга российского Дальнего Востока является *Orthocaulis binsteadii*, известный с Курильских о-вов, Колымского нагорья, Чукотки, о-ва Врангеля. Также выявлено 13 новых видов для территории Буреинского заповедника.

Чтобы отразить участие видов мохообразных в сложении растительного покрова изученной территории, мы использовали такие характеристики, как «активность» (Юрцев, 1968, 1987) и «ценотическая активность» (Норин, 1979).

В шкале активности вида Б. А. Юрцева (1968 : 154—156, 1987 : 15) учитываются экологическая амплитуда, встречаемость и численность. В рассматриваемом широком диапазоне условий обитания к высшей (I) ступени активности не отнесен ни один вид. К II ступени активности отнесен *Pleurozium schreberii.* К III ступени отнесены *Barbilophozia lycopodioides*, *Dicranum bonjeanii, D. congestum*, *Hylocomiastrum pyrenaicum, Hylocomium splendens, Orthocaulis kunzeanus, Pohlia nutans*, *Polytrichastrum alpinum, Polytrichum jensenii*, *Ptilium crista-castrensis*, *Sanionia uncinata, Sphagnum angustifolium*, *S. capillifolium*, *S. fuscum*, *S. girgensohnii*, *Sphenolobus saxicola.* Остальные виды отнесены к IV и V ступеням активности. Низкий процент видов I, II и III ступеней активности в сравнении с результатами других авторов (данные приведены в работе И. В. Чернядьевой, 1993 : 71) в значительной степени объясняется широким диапазоном условий обитания рассматриваемой территории (эпигейные, водные, эпилитные, эпифитные местообитания горно-тундрового, подгольцового и верхней части горно-таежного пояса).

Б. Н. Норин к ценотически активным видам относит доминанты-эдификаторы синузий, а в качестве шкалы ценотической активности предлагает использовать величину общей площади, которую занимают образуемые каждым видом синузии (Норин, 1978, 1979 : 119). Но в изученных ландшафтах с очень неоднородным растительным покровом непосредственный подсчет общей площади, занимаемой синузиями определенного типа, произвести крайне сложно. Поэтому общая площадь оценивалась преимущественно на основе порядковой шкалы встречаемости синузий определенного размера. Можно сказать, что чем более крупные синузии образует вид и чем чаще они встречаются, тем большую площадь они занимают и, соответственно, тем более ценотически активным является вид. Наиболее ценотически активными видами мохообразных на изученной территории являются *Pleurozium schreberii* и *Hylocomium splendens.* К следующей ступени ценотической активности отнесены *Aulacomnium palustre*, *Brachythecium reflexum*, *Hylocomiastrum pyrenaicum*, *Polytrichum jensenii*, *Sphagnum angustifolium*, *S. girgensohnii*, *S. warnstorfii*.

В общем наиболее мощный моховой покров формируется в зеленомошных темнохвойных (1), летнехвойных (3), кедровостланиковых (7) местообитаниях и в сфагновых (18), травяно-сфагновых (17), травяно-гипновых (16) и долгомошных (15) болотных местообитаниях.

За уточнение и определение видов рода *Lophozia* (*L. silvicoloides*, *L. confertifolia*, *L. longiflora*) выражаем глубокую благодарность Р. Н. Шлякову.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова А. Л., Абрамов И. И. К бриофлоре Дальнего Востока // Нов. сист. низш. раст. 1977. Т. 14. С. 212—220.

Абрамова Л. И., Петелин Д. А. Мохообразные // Флора и растительность хребта Тукурингра (Амурская обл.). М., 1981. С. 64—85.

Абрамова Л. И., Бардунов Л. В., Губанов И. А. Мохообразные и сосудистые растения Зейского заповедника. М., 1987. 71 с.

Бротерус В. Ф., Кузенева О. И., Прохоров Н. И. Список мхов из Амурской и Якутской областей // Тр. Бот. музея АН. Пг. 1916. Вып. 16. С. 1—71.

Гамбарян С. К. Распределение листостебельных мхов по экотопам Зейского заповедника // Вопросы географии Дальнего Востока. Сб. 17. Хабаровск, 1977. С. 61—67.

Гамбарян С. К. О бриофлоре Зейского заповедника // Ботанические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток, 1978. Т. 51. С. 20—25.

Гамбарян С. К. Состояние изученности печеночных мхов юга Дальнего Востока. Владивосток, 1993. 23 с.

Жукова Ф. Л., Прейс Ю. И. К флоре печеночных мхов бассейна реки Буреи (Амурская обл.) // Нов. сист. низш. раст. Л., 1980. Т. 17. С. 231—234.

Игнатов М. С. К бриогеографии Алтая // Бриология в СССР, ее достижения и перспективы. Конференция, посвященная 90-летию со дня рождения А. С. Лазаренко (10—12 сентября 1991). Львов, 1991. С. 91—93.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1. С. 1—85.

Игнатов М. С., Игнатова Е. А., Петелин Д. А., Хасанов Б. Ф. Материалы к бриофлоре Буреинского заповедника (Хабаровский край) // Бюл. Моск. о-ва исп. прир. Отд. биол. 1990. Т. 95. Вып. 6. С. 86—96.

Комарова Т. А., Гамбарян С. К. Листостебельные мхи каменистых субстратов горного массива Шаман-Тиуль (Северный Сихотэ-Алинь) // Вопросы географии Дальнего Востока. Сб. 14. Хабаровск, 1973. С. 203—209.

Комарова Т. А., Черданцева В. Я. К бриофлоре лесов Верхнезейской равнины // Вопросы географии Дальнего Востока. Сб. 12. Хабаровск, 1973. С. 282—298.

Константинова Н. А., Потемкин А. Д., Шляков Р. Н. Список печеночников и антоцеротовых территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1. С. 87—127.

Норин Б. Н. Использование синузиального строения растительного покрова для флороценотического анализа геоботанических выделов // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 4. С. 544—547.

Норин Б. Н. Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры. Л., 1979. 200 с.

Стецура Н. Н. Моховые синузии в хвойных лесах хребта Тукурингра // ВНИИ охраны природы и заповедного дела. 1983. 16 с. Деп. в ВИНИТИ. № 4769-В83.

Черданцева В. Я. Редкие и интересные виды мхов Дальнего Востока СССР // Нов. сист. низш. раст. 1989. Т. 26. С. 157—159.

Черданцева В. Я., Гамбарян С. К. Мохообразные // Флора и растительность Большехехцирского заповедника (Хабаровский край). Владивосток, 1986. С. 79—101.

Черданцева В. Я., Гамбарян С. К. Мохообразные // Грибы, лишайники, водоросли и мохообразные Комсомольского заповедника (Хабаровский край). Владивосток, 1989. С. 110—133.

Чернядьева И. В. Листостебельные мхи среднего течения реки Сэбаяхи (Центральный Ямал) // Бот. журн. 1993. Т. 78. №11. С. 58—72.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л., 1968. 236 с.

Юрцев Б. А. Флора как базовое понятие флористики: содержание понятия, подходы к изучению // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 13—28.

Koponen T., Jarvinen I., Isoviita P. Bryophytes from the Soviet Far East, mainly the Khabarovsk Territory // Ann. Bot. Fennici. 1978. Vol. 15. P. 107—121.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Владивосток

Получено 21 VI 1995

SUMMARY

136 species of *Bryophyta* (*Hepaticopsida* — 38 and *Musci* — 98 species) are found in the territory investigated. The new species for Russian Far East, the southern part of Russian Far East and for Bureinskiy reserve are recorded. The most «active» according to Yurtsev (Юрцев, 1986б, 1987) and the most «coenotically active» according to Norin (Норин, 1978, 1979) species are also listed.

УДК 581.143.28 : 582.572.2 Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 1

© М. В. Разумова, Л. М. Поздова

О ВТОРИЧНОМ ПОКОЕ У СЕМЯН С НЕДОРАЗВИТЫМ ЗАРОДЫШЕМ (НА ПРИМЕРЕ *TULIPA TARDA, LILIACEAE*)

M. V. RAZUMOVA, L. M. POZDOVA. ON THE SECONDARY DORMANCY IN SEEDS WITH UNDERDEVELOPED EMBRYO WITH SPECIAL REFERENCE TO *TULIPA TARDA, LILIACEAE*

Изучено действие температурного фактора на процесс доразвития зародыша семян *Tulipa tarda* ($t_{опт.}$ — 9—10 °C) и на нарушение физиологического механизма торможения прорастания ($t_{опт.}$ — 0—3 °C). Перенос семян с температуры 9—10 на 22—25 °C приводит к временной приостановке доразвития зародыша, которое возобновляется сразу после возвращения семян на температуру 9—10 °C. Прерывание высокой температурой холодной стратификации (0—3 °C) индуцирует состояние вторичного физиологического покоя. Для его устранения необходимо повторное воздействие на семена низкими температурами такой же продолжительности, как и для нарушения первичного. Обработка семян гиббереловой кислотой ($ГК_3$) перед переносом их на неблагоприятную температуру способствует ускоренному прорастанию семян.

Семена большинства видов дикорастущих растений характеризуются состоянием эндогенного покоя. Для растений умеренной зоны наиболее распространенными являются типы физиологического покоя, связанные с действием физиологического механизма торможения (ФМТ) прорастания. В основе последнего лежат пониженная ростовая активность зародыша и плохая газопроницаемость покровов, его окружающих. ФМТ прорастания часто сочетается с недоразвитием зародыша, что дало основание М. Г. Николаевой (1977) для выделения типов морфо-физиологического покоя. В зависимости от силы действия ФМТ она выделяет несколько типов как физиологического, так и морфо-физиологического покоя. Устранение первого происходит под действием холодной стратификации при температуре 0—3 °C. Нарушение простого морфо-физиологического покоя (неглубокий, промежуточный, глубокий), как правило, происходит в ходе 2-этапной стратификации: 1-й этап — теплая стратификация (для доразвития зародыша) и 2-й этап — холодная (для устранения ФМТ). У семян некоторых видов родов *Tulipa*, *Heracleum*, *Magnolia*, *Aconitum* не только прорастание, но и доразвитие зародыша происходят при низких положительных температурах (1—10 °C). Такой тип покоя Николаева (1977) характеризует как сложный морфо-физиологический, который в зависимости от силы действия ФМТ также может быть разной глубины.

Известно (Николаева, 1967), что даже небольшое отклонение от оптимальных температур во время холодной стратификации приводит обычно либо к сильному увеличению срока предпосевной подготовки, либо вообще к отсутствию прорастания. Значительное повышение температуры (до 20—25 °C) во время нарушения покоя семян с физиологическим или простым морфо-физиологическим покоем (*Acer tataricum*, виды *Euonymus*, *Malus*, *Fraxinus excelsior*, и др.) приводит к возникновению так называемого вторичного покоя. Для его преодоления необходима повторная холодная стратификация такой же длительности, как и для нарушения первичного покоя, вне зависимости от того, на каком временном этапе была прервана высокой температурой холодная стратификация (Николаева, 1967; Николаева, Ляшук, 1981).

Несмотря на большое адаптационное значение вторичного покоя в жизни растений (предохранение семян от прорастания при случайных колебаниях температуры), немногие исследователи занимаются этой проблемой. Нет никаких сведений о возможности возникновения вторичного покоя у семян, находящихся в сложном морфо-физиологическом покое. Неизвестно, как действует повышение температуры во время 1-го этапа предпосевной подготовки, т. е. на рост зародыша. Особенно интересно изучение этого вопроса у семян, доразвитие зародыша которых происходит при низких положительных температурах. Этот процесс невозможно ускорить обработкой семян гиббереллловой кислотой, положительный эффект которой проявляется у семян с простым морфо-физиологическим покоем (Николаева и др., 1972; Николаева, Разумова, 1973; Frost-Christensen, 1974). На основании этих фактов было выдвинуто предположение (Николаева, Разумова, 1973), что у семян со сложным морфо-физиологическим покоем не только прорастание, но и рост зародыша находятся под контролем ФМТ.

Нами изучалось действие высокой температуры на обоих этапах — доразвития зародыша и нарушения покоя у семян *Tulipa tarda* L., характеризующихся сложным глубоким морфо-физиологическим покоем, устранение которого происходит при низких положительных температурах. Оптимальными условиями для роста зародыша является воздействие температурой 9—10 °С в течение 20—30 дней, а для устранения ФМТ — 0—3 °С в течение 5—5.5 мес (Николаева, Разумова, 1973).

Материал и методика

Семена были собраны с растений, выращенных в парке Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (Санкт-Петербург). Проращивание проводили в чашках Петри в 3 повторностях по 25 шт. в каждой. Измерение длины зародышей (линейного роста) производили каждые 5 дней на интактных семенах, так как кожура и эндосперм семян тюльпана прозрачны. В опытах с применением гормональных обработок семена замачивали в растворе гиббереллловой кислоты ($ГК_3$) в концентрации 500 мг/л в течение 24 ч. После пребывания в растворе $ГК_3$ семена промывали водой. В контрольных вариантах семена проращивали в воде при тех же температурных условиях.

Опыт был поставлен по следующей схеме.

1. С целью изучения действия высокой температуры на процесс доразвития зародыша (1-й этап) семена в контрольном варианте проращивали при температуре 9—10 °С в течение всего срока опыта. Перенос на температуру 22—25 °С, неблагоприятную для этого процесса, проводили через 5 и 10 дней от начала опыта (рис. 1). Семена находились на данной температуре в течение 20 дней, после чего их переносили на оптимальную температуру 9—10 °С.

2. Для индуцирования вторичного физиологического покоя у исследуемых семян холодную стратификацию при температуре 0—3 °С (2-й этап) прерывали через 10 и 20 дней после ее начала переносом семян на температуру 20 °С на 20 дней (рис. 2, *Б*, варианты *4* и *5*).

3. С целью выявления роли $ГК_3$ в индуцировании вторичного физиологического покоя семена обрабатывали раствором $ГК_3$ перед перерывом стратификации высокой температурой (вариант *6*) и перед началом холодной стратификации (вариант *7*).

Результаты и их обсуждение

Результаты опыта показали (рис. 1), что при температуре 9—10 °С зародыши достигли своей максимальной длины (4.9 мм) за 25 дней. При переносе семян на высокую температуру 25 °С линейный рост их прекращался сразу, независимо от срока предварительного пребывания (5 и 10 дней) при оптимальной температуре. После возврата зародышей на температуру 9—10 °С они сразу возобновляли свой рост и для достижения максимальной длины им в сумме потребовались те же 25 дней пребывания при температуре 9—10 °С, как и без перерыва.

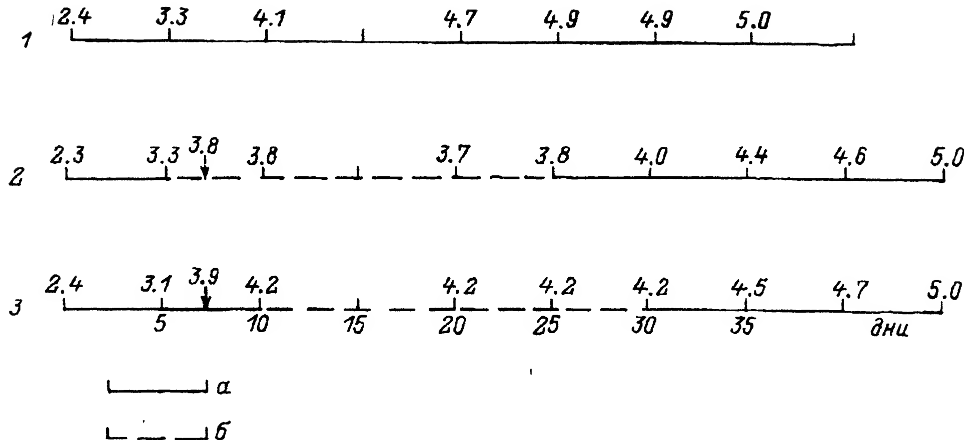


Рис. 1. Рост зародышей (длина, мм) в семенах *Tulipa tarda* во время стратификации при температуре 9—10 °С и прерывание этого процесса повышенной температурой.

1—3 — варианты опыта. Температура, °С: *а* — 9—10, *б* — 25. По горизонтальной оси — продолжительность опыта, дни.

Результаты изучения возможности индуцирования вторичного покоя, представленные на рис. 2, показывают, что при постоянной температуре 9—10 °С (вариант *1*) или повышении температуры стратификации до 20 °С (вариант *3*) семена тюльпана не прорастают. При благоприятном режиме 2-этапной стратификации (вариант *2*) 50 % семян тюльпана прорастали за 140 дней. Прерывание холодной стратификации через 10 и 20 дней повышенной температурой (20 °С) в течение 20 дней приводило к значительной (на 60 дней) задержке прорастания. Так, из проведенного опыта

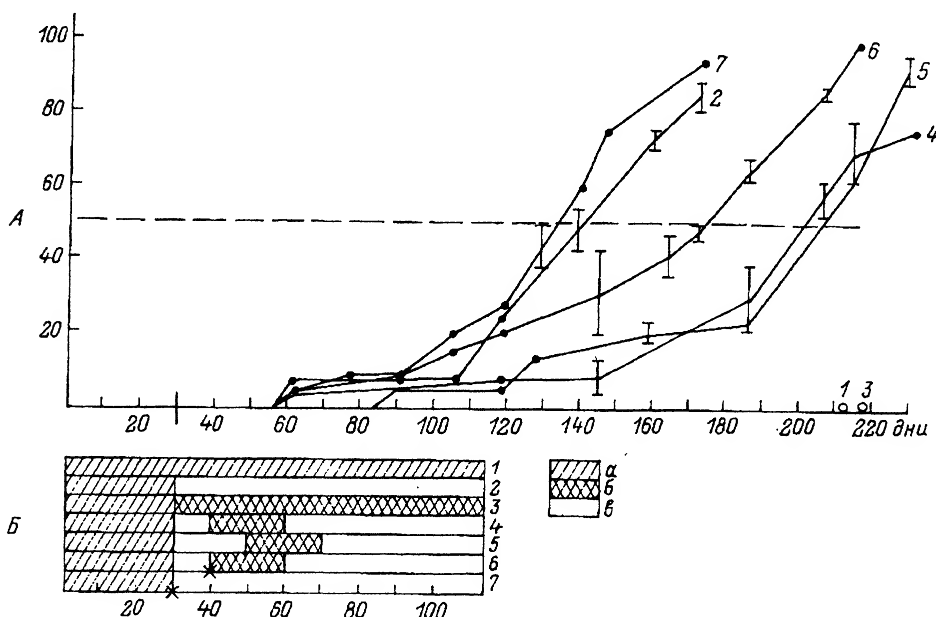


Рис. 2. Прорастание семян *Tulipa tarda* в зависимости от температуры (*А*) и схема опыта (*Б*).

1—7 — варианты опыта. Температура, °С: *а* — 9—10, *б* — 20, *в* — 0—3. Крестиком на схеме *Б* отмечена обработка семян ГК3 . По осям абсцисс — время, дни; по оси ординат — количество проросших семян, %.

(варианты *4* и *5*) видно, что 50 % семян тюльпана проросли только на 200-й и 206-й день соответственно.

Известно, что действие $ГК_3$ может проявляться в расширении температурного диапазона прорастания семян с глубоким покоем (Разумова, Николаева, 1981). Кроме того, воздействие этого гормона у *Acer tataricum* может вызвать прорастание около 30 % зародышей, находящихся во вторичном покое (Николаева, Ляшук, 1981). Опираясь на эти данные, мы попытались проверить действие $ГК_3$ на индукцию вторичного физиологического покоя семян *Tulipa tarda*. Как видно из рис. 2, в контрольном варианте *7* семена, обработанные $ГК_3$ перед началом холодной стратификации, прорастали так же, как и без обработки. В то же время такая обработка перед воздействием на семена высокой температуры несколько снизила ее ингибирующее влияние. В этом варианте 50 % семян проросли на 175-й день, т. е. на 35 дней позже, чем в контроле. Таким образом, у семян тюльпана, находящихся в сложном морфо-физиологическом покое, оба процесса — доразвитие зародыша и нарушение покоя — являются температурозависимыми. Однако сущность действия температуры на каждом этапе различна.

Прерывание высокой температуры (25 °С) процесса доразвития зародыша (1-й этап) привело к временной приостановке его линейного роста. После возврата семян в благоприятные условия (9—10 °С) рост зародышей немедленно возобновлялся и для достижения максимальной длины им потребовалось то же количество дней, что и без перерыва. В то же время прерывание холодной стратификации (2-й этап) высокой температурой в течение 20 дней привело к возникновению вторичного покоя у семян тюльпана. Об этом свидетельствует тот факт, что для его нарушения потребовалась повторная стратификация такой же длительности, как и для нарушения первичного покоя. Известно, что для возникновения вторичного покоя очень важно, на каком этапе стратификации семена подвергаются воздействию повышенных температур. Чем позже производится перерыв стратификации, тем труднее индуцировать у семян состояние вторичного покоя. В наших опытах перерыв производился в начале стратификации на 10-й и 20-й день, и в обоих вариантах (*4* и *5*) у семян возникло состояние вторичного покоя. Обработка семян $ГК_3$ перед воздействием на них повышенной температурой 20 °С привела к меньшей задержке прорастания, что позволяет предположить, что $ГК_3$ в испытанных концентрациях может препятствовать возникновению вторичного покоя у части семян.

Заключение

Полученные данные позволяют сделать вывод, что оба процесса — доразвитие зародыша и нарушение покоя — находятся в тесной зависимости от благоприятной температуры. Во время 1-го этапа под действием высокой температуры происходит только временная приостановка роста зародыша, что ставит под сомнение наличие у таких семян сильного ФМТ доразвития зародыша. Видимо, процесс доразвития зародыша контролируется другими механизмами, что безусловно требует дальнейшего изучения. С другой стороны, во время 2-го этапа — нарушения ФМТ прорастания, который происходит при низкой температуре, у семян индуцируется вторичный покой под влиянием повышенных температур. Этот процесс происходит так же, как у семян, находящихся в глубоком физиологическом и простом морфо-физиологическом покое, что еще раз подтверждает, что состояние покоя семян тюльпана контролируется сильным физиологическим механизмом торможения прорастания семян.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Николаева М. Г. Физиология глубокого покоя семян. Л., 1967. 207 с.

Николаева М. Г. Некоторые итоги изучения покоя семян // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 9. С. 1350—1368.

Николаева М. Г., Грушвицкий И. В., Богданова В. М. Условия прорастания семян дальне-

восточных видов аралиевых и роль гиббереллина в нарушении их покоя // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 9. С. 1082—1096.

Николаева М. Г., Ляшук С. Ф. Значение температуры и аэрации в регулировании первичного и вторичного покоя семян // Роль температуры и фитогормонов в нарушении покоя семян. Л., 1981. С. 6—32.

Николаева М. Г., Разумова М. В. О влиянии температуры и ростовых веществ на прорастание семян тюльпана // Бюл. Гл. бот. сада, 1973. Вып. 89. С. 73—75.

Разумова М. В., Николаева М. Г. Действие гиббереллинов и цитокининов на прорастание семян с разным типом покоя // Роль температуры и фитогормонов в нарушении покоя семян. Л., 1981. С. 56—68.

Frost-Christensen H. Embryo development in rice seeds of Eranthis hyemalis and its relation to gibberellic acid // Physiol. Plantar. 1974. Vol. 30. N 3. P. 200—205.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 5 IV 1996

SUMMARY

The effect of high temperature on postdevelopment of the embryo and breaking dormancy has been studied in *Tulipa tarda* seeds, which are characterized by morphophysiological deep, complex dormancy. Breaking this type of dormancy occurs only in the cold (0 to 10 °C). It was shown that both processes are closely dependent on favourable temperature. An interruption of the first stage (9—10 °C) by elevated temperature (25 °C) resulted in temporary pause of embryo linear growth. After the return of the embryos to favourable temperature their growth renews immediatly. For reaching maximal length they need the same period of time as that without an interruption. On the other hand, an interruption of dormancy breaking process by elevated temperature treatment results in secondary dormancy, in order to overcome it, cold stratification of the same duration is required. Maintenance of seeds in GA_3 solution before the treatment with high temperature results in the shorter delay of germination.

УДК 581.522 : 582.998.2 (470.57)

Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 1

© Л. М. Абрамова

AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA И *A. TRIFIDA* (*ASTERACEAE*) НА ЮГО-ЗАПАДЕ РЕСПУБЛИКИ БАШКОРТОСТАН

L. M. ABRAMOVA. *AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA* AND *A. TRIFIDA (ASTERACEAE)* IN THE SOUTH-WEST OF THE REPUBLIC BASHKORTOSTAN

Приведены результаты изучения рудеральных сообществ с доминированием адвентивных видов *Ambrosia trifida* и *A. artemisiifolia*. Рудеральные сообщества классифицированы как дериватные сообщества классов Chenopodietea, Agropyretea repentis, Bidentetea tripartiti и Plantaginetea majoris. Высказано мнение, что в будущем возможно интенсивное расселение амброзий в экосистемах степной зоны и южной лесостепи, которое приведет к значительным изменениям синантропной растительности. Необходим мониторинг за очагами заноса.

Одной из сторон воздействия человека на любой ландшафт является занос растений из других областей, стран и даже континентов, вызывающий процесс адвентизации флоры или адвентивного флорогенеза (Голубев, Голубева, 1989; Харкевич, 1989). Особый интерес в группе заносных растений представляют так называемые агрессивные адвентики, т. е. растения, которые расселяются из очагов заноса с высокой скоростью и способны потеснить старые виды даже из вполне устоявшихся стабильных сообществ (Проблемы..., 1989). В практике сельского хозяйства известно немало случаев, когда занесенные из других областей и даже с других континентов

виды стали ведущими засорителями посевов. Поэтому важное значение приобретает мониторинг над внедрением новых адвентивных видов, которые в других регионах страны или мира являются злостными сорняками.

Для Республики Башкортостан опасность представляют, в частности, карантинные сорняки рода *Ambrosia* (сем. *Asteraceae*) — амброзия трехраздельная *A. trifida* L. и амброзия полыннолистная *A. artemisiifolia* L., появившиеся и распространяющиеся в экосистемах юго-западной части Башкортостана.

Родиной амброзий считают аридные районы юго-запада Северной Америки, где в настоящее время произрастают наиболее архаичные кустарниковые и полукустарниковые представители рода (Payne, 1962, цит. по: Верховская, Есипенко, 1993). Амброзии широко распространены в США, особенно в восточных и центральных штатах, и на юго-востоке Канады (Марьюшкина, 1986). Считается, что в Европу амброзии были завезены в XVIII в. (Верховская, Есипенко, 1993), а в Россию и страны бывшего СССР — в 1914—1920 гг. (Марьюшкина, 1986). Одна из вероятных причин проникновения — завоз с фуражом, которым страны Антанты снабжали армию Деникина (Марьюшкина, 1986). Расселению амброзий способствовали гражданская и Великая Отечественная войны, расширение посевных площадей, строительные работы. В настоящее время амброзии широко распространились в южных областях России, на Украине, Северном Кавказе, в Молдове, Грузии, Азербайджане, встречаются в Казахстане, Туркмении, в Оренбургской, Самарской, Волгоградской и других областях, на юге Дальнего Востока России (Никитин, 1983).

Многие авторы отмечают, что в последние 20—30 лет наблюдается активная экспансия амброзий, в особенности *A. artemisiifolia.* Так, на Украине с 1972 по 1982 г. этот вид занял такую же площадь, как за предыдущие 60 лет существования в этом регионе (Марьюшкина, 1986). На Дальнем Востоке сорняк освоил почти все регионы с вегетационным периодом свыше 150 дней (Недолужко, 1984), и занятая им площадь увеличилась почти в 10 раз (Верховская, Есипенко, 1993). По данным О. В. Ковалева (1989), амброзии продолжают осваивать территории в Центральной и Южной Америке, проникли в Африку и Австралию. Единичные находки *A. artemisiifolia* сделаны в Эстонии, Ленинградской обл., Удмуртии, хотя там растение закрепиться не может и ведет себя как эфемерофит (Гусев, 1964, 1968, 1977).

Причины агрессивного поведения амброзий следует искать в их биологических особенностях. Эти адвентивные растения в полной мере обладают признаками «идеального сорняка», сформулированными E. J. Jäger (1988). Приведем некоторые из этих свойств, помогающих преуспеванию амброзий.

1. Способность успешно адаптироваться в новых условиях при сильном антропогенном прессе, свойственная преимущественно однолетникам с короткой ювенильной фазой и высокой семенной продуктивностью.
2. Высокая толерантность ко всем формам антропогенного воздействия и способность использовать повышенные концентрации нитратов.
3. Высокая конкурентоспособность, связанная с повышенной скоростью метаболизма, и более совершенное использование среды (CR-стратегия).
4. Гетерокарпия и разновременность прорастания семян.
5. Высокая экологическая пластичность, позволяющая легко адаптироваться в самых разных местообитаниях.
6. Отсутствие естественных врагов (паразитов, фитофагов), в результате чего формируется неполночленная консорция (Работнов, 1978).
7. Филогенетическая молодость видов, полиплоидия, легкость гибридизации, пластичность и полиморфизм растения.

В целом расселение амброзий в новых условиях обычно происходит по схеме «инвазия—латентный период—взрыв», типичной для агрессивных адвентиков (Игнатов, 1989). Латентный период у амброзий часто длится десятки лет и проходит, как правило, в рудеральных местообитаниях — наиболее открытых сообществах, где в сравнении с полями слабее антропогенный пресс.

Первые находки амброзий в Башкирии относятся к 1934 г. (2 образца с такой

датировкой хранятся в Гербарии Института биологии БНЦ РАН). Массовый занос этих видов произошел, по-видимому, в 1975 г., когда в республике случилась сильная засуха и для сохранения поголовья скота была завезена солома из Украины, Волгоградской и других южных областей, зараженных амброзиями. Невозможно сейчас установить, откуда появились в 30-е годы первые единичные экземпляры амброзий, но повторная инвазия в 70-е годы во многом повторяет историю появления в начале века с фуражом для скота амброзий на Украине и юге России.

Начало наблюдений за карантинными сорняками рода *Ambrosia* в Кумертауском р-не Башкирии (юго-запад республики) связано с изучением сегетальной и рудеральной растительности в 1982 и 1984 гг., результаты которого опубликованы в ряде работ (Миркин и др., 1985; Ишбирдин и др., 1988; Mirkin et al., 1989 a, b и др.). Было выявлено, что к этому времени вид *A. trifida* уже довольно широко распространился в рудеральных сообществах г. Кумертау. Единичные экземпляры *A. trifida* можно было видеть в палисадниках, на клумбах и газонах города, у стен домов, сараев, у заборов, отдельные куртины растений росли по сточным канавам, на пустырях. Однако сообщества с доминированием *A. trifida* встречались редко, массовое развитие вид получил в районе железнодорожной станции, что наводит на мысль о заносе растения по железной дороге. Изредка этот вид наблюдался и в других населенных пунктах района, например в с. Мурапталово и д. Алабердино, куда, по-видимому, доставлялась солома, так как очаги заноса концентрировались вокруг ферм. Лишь однажды *A. trifida* встречен автором в посеве кукурузы, куда, скорее всего, был занесен с плохо очищенным зерном. В 1984 г. было найдено всего одно местообитание *A. artemisiifolia* — небольшой участок пустыря вокруг фермы на окраине с. Ермолаевка.

Можно считать, что спустя всего 10 лет после инвазии амброзия трехраздельная натурализовалась в рудеральных сообществах района и активно расширяла свой ареал. Амброзия полыннолистная, как более тепло- и светолюбивое растение, находящееся в республике на границе своего потенциального ареала, не смогла добиться такого же быстрого успеха и занимала локальное местообитание. При этом она все же сумела закрепиться на нем, цвела и образовывала жизнеспособные семена, успешно конкурируя с местными видами.

В 1990 г. автором было продолжено наблюдение за натурализацией *A. trifida* и *A. artemisiifolia* на юге Башкирии. В целом отмечено, что за небольшой промежуток времени произошли значительные изменения в поведении амброзии трехраздельной, которая начала активно расселяться. Во многих случаях *A. trifida* занимает первый ярус и вытесняет виды-аборигены в нижний, где они находятся в явно угнетенном состоянии. Заросли *A. trifida* в благоприятных условиях достигают 1.5—2 м выс., образуется огромное количество семян, что способствует дальнейшему распространению вида и завоеванию все новых пространств. В г. Кумертау *A. trifida* становится одним из ведущих доминантов рудеральных местообитаний. Особенно активно этот вид захватывает местообитания, занятые сообществами классов Chenopodietea (однолетняя пионерная растительность) и Artemisietea (высокорослые дву- и многолетние рудеральные сообщества), — кучи строительного мусора и земли, обочины дорог, залежи, пустыри и пр., но зачастую обилен и во влажных рудеральных сообществах класса Bidentetea tripartiti и даже в вытаптываемых сообществах класса Plantaginetea majoris. Доминирование в них *A. trifida* приводит к образованию так называемых дериватных сообществ, т. е. сообществ, в которых на фоне обычной флористической комбинации доминируют нетипичные виды — виды других классов, порядков, союзов или внедрившиеся виды.

На табл. 1 представлены 12 описаний сообществ с доминированием *A. trifida*, которые классифицированы нами в соответствии с дедуктивным методом K. Kopecky, S. Hejny (1971, 1974) (Миркин, Соломещ, 1989). Описания *1—7* представляют дериватное сообщество Ambrosia trifida [Chenopodietea/Artemisietea]. Можно видеть, что эта группа описаний несколько разнородна. Так, в описаниях *1—3* лучше представлена комбинация видов класса Chenopodietea, а в описаниях *5—7* — класса

ТАБЛИЦА 1

Сообщества с доминированием *Ambrosia trifida*

Площадь, м^2	25	4	1	3	25	25	25	6	25	25	2	2
Общее проективное покрытие, %	85	80	80	70	65	85	85	70	90	90	70	95
Номер описания	31	20	21	22	24	25	27	23	28	26	29	30
Число видов	14	15	13	16	13	20	17	25	17	18	21	15
Порядковый номер	*1*	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*	*10*	*11*	*12*
Виды												
Ambrosia trifida	5	5	5	3	5	5	4	3	4	5	5	5
Д. в. Chenopodietea, Polygono-Chenopodietalia												
Matricaria perforata	r	+	r	2	r	1	+	+		+	+	+
Chenopodium album	+	r		1		+	1	1		1	+	
Convolvulus arvensis		+	+		+		+	r	+			
Echinochloa crusgalli	r					+		+	+	r	r	
Polygonum lapathifolium								+		r	r	+
Amaranthus retroflexus	+					r		+			r	
Chenopodium suecicum		r						+		+		
Sonchus oleraceus		r		r		r						
Cirsium setosum							+				r	r
Elisanthe noctiflora	r					r						
Д. в. Sisymbrietalia												
Lactuca serriola		+	+	2		r	+			r		
Sisymbrium loeselii			r				r	+			r	
Atriplex tatarica				3	+	r	2	1		+		
A. patula	+	r		r		1				r		
Д. в. Artemisietea, Artemisietalia												
Artemisia absinthium	r	r		+		+	+		+	r		
A. vulgaris					+	+	+		+	r	r	+
Arctium tomentosum			r	1	+	+	+		r		r	r
Carduus acanthoides	r				+			r		r		
Achillea millefolium				r	+				+		r	r
Д. в. Onopordetalia												
Cichorium intybus		+	+		+	r	+		+			
Berteroa incana		+	+					+				
Euphorbia waldsteinii		r	r						r			
Pastinaca sylvestris			r				+		r			
Melilotus albus	r			r		+						
Cynoglossum officinale						r		r				
Д. в. Plantaginetea												
Polygonum aviculare		r				1	1	r				
Taraxacum officinale	+		r	r	1			2			+	
Trifolium repens		r						r				
Plantago major	r			r				r				
Capsella bursa-pastoris				r		r		r				
Д. в. Agropyretea												
Elytrigia repens			+		+		+		3		+	+
Bromopsis inermis					+			+	+		r	1
Rumex crispus									+	r		r
Д. в. Bidentetea												
Bidens tripartita										r	r	2

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Площадь, м^2	25	4	1	3	25	25	25	6	25	25	2	2
Общее проективное покрытие, %	85	80	80	70	65	85	85	70	90	90	70	95
Номер описания	31	20	21	22	24	25	27	23	28	26	29	30
Число видов	14	15	13	16	13	20	17	25	17	18	21	15
Порядковый номер	*1*	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*	*10*	*11*	*12*
Прочие												
Echinocystis lobata									r	r	r	1
Helianthus annuus						r					r	+
Rumex confertus									r		+	
Trifolium medium	r											r
Acer negundo				r			r					
Erigeron canadensis	r									r		

Примечание. Единично встречены (в скобках указан номер описания): *Amaranthus blitoides* (23), *Atriplex* sp. (29), *Brassica campestris* (29), *Cuscuta cesatiana* (27), *Erodium cicutarium* (23), *Lappula squarrosa* (23), *Lathyrus tuberosus* (29), *Lepidium ruderale* (23), *Linaria vulgaris* (25), *Malva pusilla* (23), *Poa pratensis* (22), *Setaria viridis* (23), *Setaria glauca* (25), *Solanum nigrum* (31), *Sonchus arvensis* (28), *Tanacetum vulgare* (28), *Tussilago farfara* (24), *Urtica dioica* (26), *Xanthium strumarium* (30). Номенклатура таксонов здесь и в табл. 2 приведена по сводке С. К. Черепанова (1981).

Artemisietea, что свидетельствует о большей продвинутости этих сообществ в сукцессионном отношении. В сообществах описания *4* содоминантами *A. trifida* выступают виды порядка Sisymbrietalia — *Lactuca serriola* L. и *Atriplex tatarica* L., что говорит, скорее всего, не об их способности конкурировать с *Ambrosia trifida*, а лишь о том, что последний вид недавно вторгся в эти сообщества и еще не успел полностью вытеснить другие виды. Описание *8* представляет пример захвата амброзией вытаптываемых сообществ класса Plantaginetea majoris с образованием дериватного сообщества Ambrosia trifida [Plantaginetea/Chenopodietea], а описание *9* — сообществ класса Agropyretea repentis с образованием дериватного сообщества Ambrosia trifida [Agropyretea/Artemisietea]. 3 последних описания (*10—12*) относятся к случаю внедрения *A. trifida* во влажные рудеральные сообщества класса Bidentetea tripartiti (берега канав, ручьев), где ему также удается занять лидирующие позиции, что отражено рангом дериватного сообщества Ambrosia trifida [Bidentetea]. В этих же сообществах часто присутствует еще 1 натурализовавшийся в Башкирии адвентивный вид — *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et Gray.

Дериватные сообщества с *Ambrosia trifida* замещают сообщества таких рудеральных ассоциаций, как Artemisio absinthii — Matricarietum perforatae, Carduo acanthoidis — Artemisietum absinthii, Convolvulo-Amaranthetum retroflexi, Matricario perforatae — Polygonetum avicularis и др., описанных ранее в Башкирии (Ишбирдин и др., 1988; Mirkin et al., 1989 a, b).

Если *A. trifida* по-преимуществу рудеральный вид, то *A. artemisiifolia* является злостным сорняком посевов, поэтому наблюдение за его произрастанием в Башкирии было особенно важным. Его произрастание в Кумертауском р-не пока ограничивается локальным очагом у с. Ермолаевка на месте бывшей фермы. За прошедшие несколько лет границы ареала несколько раздвинулись, и в некоторых сообществах вид стал доминировать с образованием дериватного сообщества Ambrosia artemisiifolia [Chenopodietea/Artemisietea]. Описания сообществ с участием амброзии полыннолистной представлены в табл. 2. Рядом с очагом амброзии были разбиты картофельные огороды, где среди прочих засорителей встречается и это растение. Оно хорошо себя чувствует на наших полях и потенциально вполне способно занять место среди засорителей юга Башкирии. Тем не менее можно констатировать, что уровень агрессивности *A. artemisiifolia* значительно ниже, чем *A. trifida*. Амброзия полыннолистная не может полностью вытеснить из сообществ другие рудеральные виды, как и расселяться из очага заноса с такой же скоростью. Обилие ее в сообществах много

ТАБЛИЦА 2

Сообщества с участием *Ambrosia artemisiifolia*

Площадь, м^2	25	4	1	1	1
Общее проективное покрытие, %	70	80	80	70	90
Номер описания	32	33	34	35	36
Число видов	14	24	18	17	15
Порядковый номер	*1*	*2*	*3*	*4*	*5*
Виды					
Ambrosia artemisiifolia	3	2	1	4	4
Д. в. Chenopodietea, Polygono-Chenopodietalia					
Matricaria perforata		2	+	2	+
Chenopodium album	2	2	+	+	
Convolvulus arvensis	1	+	+	+	1
Echinochloa crusgalli	r	r			
Amaranthus retroflexus	1	+			+
Cirsium setosum		r	+		
Cannabis ruderalis		r	+		
Galium aparine			r		+
Д. в. Sisymbrietalia					
Lactuca serriola	1	+	2	1	1
Sisymbrium loeselii	+	+	+		
Atriplex tatarica	+	1	+		
A. patula		r		r	
Д. в. Artemisietea, Artemisietalia					
Artemisia absinthium	+	+	+	1	+
Arctium tomentosum		r	+	r	+
Carduus acanthoides	1		1	+	2
Echium vulgare	1	+			
Д. в. Onopordetalia					
Cichorium intybus		r	+	+	+
Berteroa incana	+	+		r	
Д. в. Plantaginetea					
Polygonum aviculare		r	+	2	+
Taraxacum officinale				+	+
Trifolium repens				r	+
Прочие					
Cuscuta cesatiana		1	2		

Примечание. Единично встречены: *Anthemis tinctoria* (33), *Bassia sedoides* (35), *Chenopodium strictum* (33), *C. suecicum* (33), *Lactuca tatarica* (33), *Lappula squarrosa* (32), *Melilotus albus* (34), *Reseda lutea* (32), *Rumex crispus* (35), *Trifolium pratense* (36), *Xanthium strumarium* (35).

ниже, содоминантами здесь выступают *Chenopodium album* L., *Matricaria perforata* Merat, *Lactuca serriola* L., *Carduus acanthoides* L., реже *Polygonum aviculare* L., которые вместе с *Ambrosia artemisiifolia* занимают место в первом ярусе. Диапазон сообществ, в которых участвует *A. artemisiifola*, также гораздо уже, замещают они пока только сообщества ассоциации Carduo acanthoidis — Artemisietum absinthii.

Итак, существующая картина внедрения видов *Ambrosia* в сообщества юга Башкирии следующая: амброзия полыннолистная натурализовалась в рудеральных и сегетальных сообществах Кумертауского р-на, но ограничена локальным очагом

небольшой площади. Зная историю распространения этого вида в других регионах, можно предположить, что он проходит латентный период — накапливает адаптивный потенциал и объем популяции для начала активной экспансии ареала. Амброзия трехраздельная, как свидетельствуют факты, этот период прошла быстрее и находится в фазе взрывообразного расселения по югу Башкирии.

Прогноз дальнейшего поведения амброзий в республике представляется малоутешительным. Несомненно, что оба этих высокоагрессивных вида будут стремиться к дальнейшей экспансии, пока не займут все пригодные местообитания. *Ambrosia trifida*, уже вошедший в число доминантов рудеральных местообитаний в г. Кумертау и встречающийся в других населенных пунктах до широты г. Уфы, по-видимому, в той или иной степени войдет в рудеральные сообщества степной зоны и южной лесостепи Башкирии, а на юге, в особенности в городах южного промышленного узла (города Стерлитамак, Салават, Ишимбай, Мелеуз, Кумертау) станет массовым рудеральным сорняком. Не исключен и выход его на поля (пример чего наблюдался автором), но все же центр распространения вида останется в местообитаниях классов рудеральной растительности Chenopodietea и Artemisietea.

В результате внедрения *A. trifida* в городские и сельскохозяйственные экосистемы юга Башкирии могут произойти значительные изменения в синантропной растительности региона, в частности значительное обеднение видового разнообразия этих сообществ за счет выпадения местных видов, прежде всего редких, и замена многих типичных сообществ на дериватные с доминированием амброзии (подобные тем, которые были описаны в данном сообщении). Это приведет к замедлению восстановительной сукцессии (Марьюшкина, 1991), и без того не интенсивной в степной зоне.

Массовое развитие зарослей амброзии, пыльца которой является сильнейшим аллергеном, может вызвать резкое увеличение аллергических заболеваний у населения южного промышленного узла, весьма неблагополучного в отношении экологии. К примеру, по данным А. Крафтса, У. Роббинса (1964), в США страдает от поллинозов, вызванных пыльцой амброзии, около 4 % населения.

Более проблематична возможность расселения *A. artemisiifolia* — более свето- и теплолюбивого растения, находящегося в республике на северном пределе своего потенциального ареала, ограниченного 50—55 ° с. ш. (Марьюшкина, 1986). Однако учитывая то, что *A. artemisiifolia* обладает широкими адаптационными возможностями, включающими сокращенный цикл развития, сверхранние формы, прорастание недозрелых семян и пр. (Васильев, 1959; Марьюшкина, 1986; Есипенко, 1991), а также то, что вид не только успешно натурализовался в республике, но и сумел занять место среди доминантов синантропной растительности, следует предположить, что его расселение по югу Башкирии вполне вероятно.

Пока *A. artemisiifolia* занимает локальный очаг, возможна попытка ликвидации этого очага с помощью гербицидов, но следует помнить, что амброзии обладают высокой устойчивостью ко всем видам антропогенного воздействия, включая разнообразную агротехнику и гербициды. Контроль численности амброзии трехраздельной, более широко расселившейся по югу Башкирии, будет представлять большие трудности и потребует значительных материальных затрат. Для сравнения приведем данные A. Lewis (цит. по: Лебедева, 1993) — в Нью-Йорке в 1964 г. амброзией было занято свыше 4 тыс. га, на уничтожение ее пошло свыше 1.5 млн долларов. Необходимы мониторинг за очагами заноса и принятие строгих карантинных мер по предотвращению распространения опасных карантинных сорняков рода *Ambrosia* в южных экосистемах Республики Башкортостан.

Работа выполнена по гранту ГНТП «Биологическое разнообразие», направление 0003. Н.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильев Д. С. Некоторые данные о биологии *Ambrosia artemisiifolia* // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 16. С. 843—846.

Верховская Н. Б., Есипенко Л. П. О времени появления *Ambrosia artemisiifolia* (*Asteraceae*) на юге российского Дальнего Востока // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 2. С. 94—101.

Голубев В. Н., Голубева И. В. Эколого-биологическая структура адвентивной флоры Крыма // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР. М., 1989. С. 72—74.

Гусев Ю. Д. Натурализация американских растений в бассейне Финского залива // Бот. журн. 1964. Т. 49. № 9. С. 1262—1271.

Гусев Ю. Д. Изменение рудеральной флоры Ленинградской области за 200 лет // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 11. С. 1569—1579.

Гусев Ю. Д. Материалы по адвентивной флоре Удмуртии // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 5. С. 691—694.

Есипенко Л. П. О биологии и распространении *Ambrosia artemisiifolia* (*Asteraceae*) в условиях Приморского края // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 2. С. 276—279.

Игнатов М. С. Об особенностях расселения адвентивных растений // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР. М., 1989. С. 15—17.

Ишбирдин А. Р., Миркин Б. М., Соломещ А. И., Сахапов М. Т. Синтаксономия, экология и динамика рудеральных сообществ Башкирии. Уфа, 1988. 161 с.

Ковалев О. В. Отбор фитофагов амброзии для интродукции и биология амброзиевого листоеда // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л., 1989. С. 7—23.

Крафтс А., Роббинс У. Химическая борьба с сорняками. М., 1964. 455 с.

Лебедева В. Х. Залежные сукцессии с участием *Ambrosia artemisiifolia* (*Asteraceae*) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 6. С. 101—113.

Марьюшкина В. Я. Амброзия полыннолистная и основы биологической борьбы с ней. Киев, 1986. 120 с.

Марьюшкина В. Я. Влияние *Ambrosia artemisiifolia* (*Asteraceae*) на скорость демутации залежи // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 8. С. 1135—1143.

Миркин Б. М., Абрамова Л. М., Ишбирдин А. Р. и др. Сегетальные сообщества Башкирии. Уфа, 1985. 156 с.

Миркин Б. М., Соломещ А. И. Синтаксономия рудеральной растительности: современное состояние и тенденции развития // Журн. общ. биол. 1989. Т. 50. № 3. С. 379—387.

Недолужко В. А. Распространение *Ambrosia artemisiifolia* (*Asteraceae*) в Приморском крае // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 4. С. 527—529.

Никитин В. В. Сорные растения флоры СССР. Л., 1983. 452 с.

Проблемы изучения адвентивной флоры СССР. Матер. совещ. 1—3 февраля 1989 г. М., 1989. 138 с.

Работнов Т. А. Об инвазиях растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83. № 5. С. 78—83.

Харкевич С. С. Основные черты становления дальневосточного очага адвентизации флоры и синантропизации растительности // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР. М., 1989. С. 89—91.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Jäger E. J. Möglichkeiten der Prognose synantroper Pflanzenausbreitungen // Flora. 1988. Bd 180. S. 101—131.

Kopecky K., Hejny S. Nitrofilni lemnova spolecenstva viceletych rostlin severovychodnich a strednich Cech // Rozpr. Cs. Akad. Ved. Rada Mat.-Prir. 1971. C. 81. N 9. S. 1—125.

Kopecky K., Hejny S. A new approach to the classification of antropogenic plant communities // Vegetatio. 1974. Vol. 29. P. 17—20.

Mirkin B. M., Solometch A. I., Ishbirdin A. R., Sakhapov M. T. The ruderal vegetation of Bashkiria. I. General characteristic of syntaxonomy. Classes of Bidentetea tripartiti and Chenopodietea // Feddes Repert. 1989a. Vol. 100. N 7—8. S. 391—429.

Mirkin B. M., Solometch A. I., Ishbirdin A. R., Sakhapov M. T. The ruderal vegetation of Bashkiria. II. Classes Artemisietea vulgaris, Agropyretea repentis, Plantaginetea majoris and Polygono-Artemisietea austriacae // Feddes Repert. 1989b. Vol. 100. N 9—10. S. 463—529.

Башкирский государственный
университет
Уфа

Получено 17 IV 1994

SUMMARY

The results of the investigations of ruderal communities dominated by the adventive species *Ambrosia trifida* and *A. artemisiifolia* are shown. Ruderal communities are distinguished as derivative communities of classes Chenopodietea, Artemisietea, Agropyretea repentis, Bidentetea tripartiti and Plantaginetea majoris. The massive invasion of *Ambrosia* species in the steppe and southern forest-steppe zones is possible and it will considerably change the synanthropic vegetation. Monitoring of this invasion is necessary.

УДК 581.9.(571.511) Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 1

© Е. Б. Поспелова, В. Б. Куваев, И. Н. Поспелов

ФЛОРА СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ЗАПОВЕДНИКА «ТАЙМЫРСКИЙ» (СРЕДНЕЕ ТЕЧЕНИЕ РЕКИ ЛОГАТЫ)

E. B. POSPELOVA, V. B. KUVAJEV, I. N. POSPELOV. THE VASCULAR FLORA OF THE SOUTH-EASTERN PART OF THE NATURE RESERVE «TAIMYRSKY» (MIDDLE FLOW OF THE LOGATA RIVER)

Приведен аннотированный список сосудистых растений, собранных в 1993 г. в районе кордона «Малая Логата» (73 °27′ с. ш., 98 °20′ в. д.), включающий в себя 225 видов и подвидов. Даны краткий физико-географический очерк участка и описание основных экотопов, где делались сборы. Проведенный анализ позволяет охарактеризовать флору как умеренно арктическую, сибирскую, со значительным участием гипоарктического элемента.

В 1993 г. мы проводили работы по крупномасштабному ландшафтному картированию участка заповедника «Таймырский» в районе кордона «Малая Логата». Попутно с ландшафтными и геоботаническими описаниями было сделано флористическое обследование основных ландшафтных выделов. Полевые описания выполнены Е. Б. Поспеловой и И. Н. Поспеловым; определение гербария объемом около 600 листов (в том числе более ранние сборы тех же авторов (1988 г.) и фондовый гербарий заповедника) — В. Б. Куваевым и Е. Б. Поспеловой; отдельные листы семейств *Rosaceae* и *Fabaceae* просмотрены Б. А. Юрцевым (БИН РАН), которому мы приносим глубокую благодарность за консультацию; коллекция сдана в Гербарий биологического факультета МГУ (MW).

Обследованный участок находится в северной части Северо-Сибирской низменности, в районе слияния рек Логата и Малая Логата, координаты центра — 73° 27′ с. ш., 98° 20′ в. д., площадь — около 100 км².

Территория находится в пределах Енисей-Хатангского прогиба. На ней наблюдаются 3 типа рельефообразующих отложений (Антропоген..., 1982), соответственно которым представлено 3 ландшафта.

I. Позднемуруктинская плоская озерно-ледниковая равнина с абсолютными высотами 60—85 м над ур. м., сложенная ленточными глинами, крайне неустойчивыми к водной эрозии. На слабовыпуклых водоразделах обычны бугорково-пятнистые и пятнисто-бугорковые тундры. Первые характеризуются мохово-травяно-дриадовой растительностью с богатым флористическим составом, обилием *Salix arctica*, разнотравья, злаков. Вторые приурочены к более сглаженным участкам, покрыты кустарниково-кустарничково-осоково-моховыми тундрами с березкой, дриадой, кассиопеей; здесь обильны брусника, пушицы (*Eriophorum polystachion*, *E. vaginatum*), осоки (*Carex arctisibirica*, *C. concolor*). На отдельных участках встречаются термокарстовые блюдца с гигрофильной травяно-моховой растительностью.

Все пологие склоны заняты деллевыми комплексами с микрорельéфом в виде чередующихся вдоль склонов гряд и ложбин стока. Выражено несколько стадий

развития линейного термокарста — от начинающихся слабовогнутых деллей до глубоких деллей овражного типа, с болотами по ложбинам.

Для западной части равнины очень характерно обилие оврагов с эродированными осыпающимися и оползающими склонами. Правый берег р. Логаты высокий, осыпной, подмываемый, кое-где незаросший. Разрушающие его небольшие ручьи и овраги придают берегу своеобразный «блочный» характер. Структура растительного покрова этих урочищ очень сложная, разнообразие экотопов велико, соответственно своеобразна и богата флора. Только здесь встречены *Parnassia palustris* subsp. *neogaea*, *Comastoma tenellum* (слабозадернованные распадки), *Oxytropis deflexa* (защищенные луговые распадки). Местонахождение последнего вида значительно расширяет его ареал к северу и, может быть, является реликтом голоценового оптимума.

В восточной части равнины рельеф приобретает холмисто-западинный характер, здесь значительно меньше оврагов, зато довольно много заболоченных озерных котловин (хасыреев), занятых полигональными болотными комплексами поздних стадий развития — от плоскополигональных, значительно пораженных термокарстом, до плоскобугристых со снивелированными трещинами между буграми. Растительность довольно обычная для подобных комплексов: кустарничково-кустарниково-моховые (*Polytrichum strictum*[1]) сообщества на буграх и травяно-моховые (*Meesia triquetra*, *Carex concolor*, *Eriophorum polystachion*) — в просадках и трещинах. На последней стадии резко преобладают бугры, покрытые густыми зарослями березки.

Еще одна отличительная особенность этой местности — наличие на вершинах холмов выходов засоленных линз лагунно-морских глин. Это почти голые растрескавшиеся поверхности, иногда — бугры-останцы, покрытые разреженной, эрозиофильной, очень специфической растительностью (*Elymus* sp. sp., *Puccinellia* sp. sp., *Poa glauca*, *Tripleurospermum hookeri*, *Arabidopsis bursifolia* и др.). Многие растения встречаются только здесь и, спорадически, на глинистых ярах р. Логаты, на отложениях того же генезиса. Эти участки служат естественными зверовыми солонцами; вытаптывание их оленями способствует усилению эрозии и препятствует их зарастанию.

II. Позднеплейстоценово-голоценовые и современные аллювиальные отложения формируют ландшафт аллювиальной равнины с абсолютными высотами 30—60 м, сложенной песками и супесями, с поверхности местами заторфованными (долинный комплекс, включающий в себя пойменный и террасовый уровни рек Логата и Малая Логата). Равнина сильно заозерена, изобилует водотоками от мелких ручьев с четочным руслом до долин с развитой поймой и фрагментарными террасами (р. Усотари). Она является частью обширной Логатско-Кубалахской депрессии.

Растительность очень разнообразна. Низкая пойма в основном песчаная (редко встречаются участки илисто-галечных отмелей), покрыта разреженными злаковыми группировками. Средняя пойма исключительно песчаная, регулярно заливается. Здесь развиты разреженные луга, травяные и мохово-травяные ивняки из *Salix lanata*, *S. reptans*, реже *S. pulchra*, обильны злаки и разнотравье (виды родов *Poa*, *Calamagrostis*, *Deschampsia*, *Equisetum boreale*, *Tanacetum bippinatum*, *Astragalus umbellatus*, *Hedysarum arcticum* и др.). Бровки средней поймы на крутых поворотах развеиваются, здесь иногда развит дюнный микрорельеф, обычны группировки псаммофитов (*Polygonum ochreatum*, *Festuca rubra* subsp. *arctica*, *Koeleria asiatica*, *Deschampsia obensis* и др.). Некоторые из них встречаются только здесь.

Высокая пойма почти целиком заболочена, периодически заливается. В старичных понижениях и по окраинам озер развиты гомогенные травяные болота (*Carex concolor*, *Eriophorum polystachion*, *Arctophila fulva*) с зарождающимися повторно-жильными льдами, по мере роста болота становятся полигонально-валиковыми с обводненными или переувлажненными полигонами. В полигонах растительность травяно-моховая (*Limprichtia revolvens*, *Sphagnum* sp. sp., *Carex concolor*, *C. chordorrhyza*, *C. rariflora*, *Eriophorum polystachion*, *E. medium*), в обводненных — встреча-

[1] Названия мхов даны по: Ignatov, Afonina, 1992.

ются *Ranunculus pallasii*, *Comarum palustre*, *Caltha arctica*. На валиках обильны березка, ивы, багульник, из мхов — *Aulacomnium palustre* и *Tomentypnum nitens*. На стадии консервации и разрушения ледяных жил болота переходят в плоскополигональные, значительно пораженные термокарстом. Плоские бугры-полигоны сильно закустарены березкой и ивами (*Salix reptans*, *S. glauca*, *S. pulchra*), в понижениях растительность травяно-моховая, почти аналогичная вышеописанной. Дальнейшее развитие болотных комплексов идет по пути консервации жильных льдов, заторфовывания полигонов и образования более сухих, возвышенных бугров, преобладающих по площади. На наиболее дренированных приподнятых участках (бровка поймы) повторно-жильные льды изначально законсервированы. Здесь развит снивелированный плоскополигональный комплекс с редкими травяно-моховыми ивняками, близкими по составу к ивнякам бровки средней поймы (но чуть более заболоченными по трещинам), и обильным разнотравьем. На приречных термоэрозионных обрывах высокой поймы обычны луга или (на эродированных участках) травяные группировки, иногда они закустарены. Наиболее характерны *Calamagrostis holmii*, *Arctagrostis arundinacea*, *Poa alpigena*, *Artemisia tilesii*, *Trisetum molle*, *Taraxacum ceratophorum*; только здесь обилен *Castilleja rubra*.

Первая надпойменная терраса выражена в виде песчаных останцов с разнотравно-кустарничковыми тундрами, состав которых очень разнообразен. Доминируют дриада, кассиопея, *Salix nummularia*, брусника; обильны криоксерофильные злаки и разнотравье (*Hierochloё alpina*, *Trisetum spicatum*, *Draba cinerea*, *Eritrichium villosum* и др.). Только здесь встречены *Arctous alpina*, *Empetrum subholarcticum*, *Thymus extremus*, *Lychnis sibirica* subsp. *villosula*, *Tofieldia coccinea*. На склонах останцов обычны кассиопеево-моховые тундры с *Hylocomium splendens* var. *obtusifolium*, для них характерны *Calamagrostis lapponica*, *Carex vaginata*, ближе к подножию — *Carex lachenalii*, *Saxifraga hyperborea*, много разнотравья.

Поверхность второй террасы заболочена, заторфована. Для нее обычны плоскобугристые болотно-тундровые комплексы, аналогичные по растительности поздним стадиям развития пойменных болот. Третья терраса с бугорково-пятнистыми травяно-дриадово-моховыми тундрами, близкими к водораздельным, выражена фрагментарно. Пологие склоны террас заняты деллевыми комплексами, здесь деллево-грядовый микрорельеф наложен на полигональный. Растительность деллей и гряд почти идентична, в моховом ярусе доминируют *Tomentypnum nitens* и *Aulacomnium turgidum*, в надмоховом обильны брусника, голубика, багульник, березка, ивы, из трав — *Carex arctisibirica* и *Eriophorum vaginatum*.

В местах, где террасы подмыты ручьями, имеются фрагменты термоэрозионных склонов с байджарахами. В зависимости от экспозиции и крутизны они бывают луговыми или нивальными. Байджарахи первого типа задернованы, вершины их заняты разнотравно-злаковыми луговинами с *Poa glauca*, *Festuca rubra* subsp. *arctica*, *Senecio tundricola* и др., на склонах обычны травяные ивняки с крупными кустами *Salix lanata* и *S. reptans*. Между буграми развиты нивальные ниши с разреженными группировками хионофильного мелкотравья (*Ranunculus pygmaeus*, *R. hyperboreus*, *Saxifraga cernua*, *S. hyperborea*, *Cochlearia groenlandica*), ниши окаймлены закустаренными мезофильными луговинами. На холодных склонах нивальные ниши часто заняты летующими снежниками мощностью до 1.5—2 м, склоны сильно увлажнены. Сами байджарахи здесь низкие, редкие, слабо задернованные. В их верхней части обычны кассиопейники, в нижней — группировки нивального мелкотравья, менее богатые по составу, чем в предыдущем варианте. Шлейфы ниш заняты болотистыми травяными лугами с *Juncus biglumis*, *Eriophorum scheuchzeri*, *Dupontia fisheri*.

III. Сартанские гляциально-флювиогляциальные отложения формируют конечно-моренную гряду, небольшой фрагмент которой имеется в восточной части участка. Для этого ландшафта характерны бугорково-пятнистые щебнисто-суглинистые осоково-дриадово-моховые тундры, иногда — мохово-травяно-дриадовые, развитые на щебнистых буграх-останцах. Абсолютные высоты — 100—110 м.

Таким образом, на территории ключевого участка представлено 2 достаточно контрастных ландшафта — равнинный (I) и долинный (II). Третий ландшафт занимает в пределах территории очень малую площадь, в данном фрагменте его флористическое своеобразие проявляется слабо.

В приводимом ниже списке названия даны по «Арктической флоре СССР» (1960—1987) с номенклатурными изменениями С. К. Черепанова (1981) и некоторыми позднейшими. Порядок расположения семейств и родов соответствует системе Энглера, виды в пределах рода даются по алфавиту.

Equisetum boreale Bong. — широко распространен, особенно в долинах, от сухих песчаных террас до ивняков, где доминирует.

Huperzia arctica (Tolm.) Sipl. — очень редко в сухих кассиопейных тундрах на склонах песчаных террас.

Sparganium hyperboreum Laest. — изредка по озеркам и старицам.

Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult. — повсеместно на дренированных участках; в долинном ландшафте обычнее.

H. pauciflora R. Br. — обычно в переувлажненных полигонах болот.

Alopecurus alpinus Smith — повсеместно, кроме водоемов и болот, особенно обилен на луговинах обрывистых склонов.

Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal. — в долинных ивняках, на эродированных склонах берегов, часто доминирует. Более нигде не найден.

A. latifolia (R. Br.) Griseb. — повсеместно, кроме водоемов и чистых песков; в тундрах по буграм и валикам болот; не обилен.

Calamagrostis groenlandica (Schrank) Kunth — в сырых травяных ивняках, на отмелях и шлейфах террас, здесь обычен, более нигде не встречен.

C. holmii Lange — повсеместно; особенно обилен на буграх и валиках в тундро-во-болотных комплексах, на песцовых норовищах.

C. lapponica (Wahlenb.) C. Hartm. — на сухих склонах останцов песчаных террас с кассиопеей; обычен, но не обилен; более нигде не встречен.

Deschampsia borealis (Trautv.) Roshev. — везде, кроме болот и сырых лугов; наиболее обычен в пятнистых тундрах.

D. glauca C. Hartm. — на эродированных склонах, отмелях, в сырых ивняках, часто; местами на средней и низкой пойме, обильно.

D. obensis Roshev. — только на песчаных отмелях низкой и средней поймы, на развеваемых песках; не обилен.

D. sukatschewii (Popl.) Roshev. — спорадически на низкой и средней пойме, на эродированных склонах берегов рек.

Trisetum molle (Michx.) Kunth — нередко, на луговых склонах.

T. sibiricum Rupr. subsp. *litorale* (Rupr.) Roshev. — обилен в прирусловых ивняках и на лугах, на склонах берегов и террас.

T. spicatum (L.) K. Richt. — обычен на песчаных холмах в долине, на бровках берегов, закустаренных лугах, сухих байджарахах; в тундрах редко.

T. sp (aff.×*Trisetokoeleria taimyrica* Tzvel.) — встречен дважды — на луговом склоне р. Мал. Логата и в травяном ивняке.

Koeleria asiatica Domin — на дренированных песчаных участках в пойме и на террасах, на лугах, в ивняках, кустарничковых тундрах, на глинистых холмах.

Pleuropogon sabinii R. Br. — очень редко в пойменных водоемах.

Poa alpigena (Fries) Lindm. — обилен на лугах и в кустарниках долин, у построек; реже в тундрах и на буграх болот.

P. alpigena var. *colpodea* (Th. Fr.) Scholand. — часто на эродированных участках и у построек; обильно в сырых прирусловых ивняках.

P. arctica R. Br. — повсеместно в тундрах и на болотах, в прирусловых ивняках, на песках в поймах, на ярах и эродированных склонах.

P. arctica var. *vivipara* Hook. — обильна на песчаных участках поймы, на эродированных склонах, как песчаных, так и глинистых.

P. bryophila Trin. — на глинистых обнажениях, байджарахах, ярах; редко.

P. glauca Vahl — обильно на высоких сухих байджарахах, на глинистых останцах водоразделов, эродированных глинистых берегах.

P. pratensis L. — редко, на лугах и в ивняках долин, у построек.

P. sublanata Reverd. — только на песках средней поймы, в том числе и на развеваемых, здесь обилен.

P. tolmatchewii Roshev. — редко, на песках низкой поймы, эродированных глинистых останцах, песчаных незадернованных склонах.

P. sp. (aff. *P. palustris* L.) — встречен 1 раз в луговом распадке на ярах. Единственный собранный лист хранится в MW.

Dupontia fisheri R. Br. — доминирует на полигонах болот, особенно в пойме, на илистых отмелях, по берегам стариц.

D. fisheri subsp. *psilosantha* Hult. — редко, на полигонах болот в долине.

Arctophila fulva (Trin.) Anderss. — повсеместно в водоемах долин и водоразделов, на илистых отмелях стариц; обильно.

Phippsia algida (Soland.) R. Br. — редко, в сырых западинах.

P. concinna (Th. Fr.) Lindeb. subsp. *concinna* — в нивальных нишах между байджарахами, на глинистых оползнях; не часто, но в местах произрастания обильно.

P. concinna subsp. *algidiformis* H. Smith — там же; редко.

Puccinellia angustata (R. Br.) Rand et Redf. — на выходах глин на вершинах холмов, на эродированных глинистых берегах р. Логаты; обильно.

P. borealis Swall. — только на глинистых останцах; редко.

P. fragiliflora Sørens. — на эродированных глинах; редко.

P. sibirica Holmb. — на глинистых обнажениях, у построек; редко.

Festuca brachyphylla Schult. et Schult. f. — везде, кроме болот, наиболее обычен в сухих тундрах террас, моренных останцов, холмов.

F. rubra L. subsp. *rubra* — редко в пойменных ивняках и на лугах.

F. rubra subsp. *arctica* (Hack.) Govor. — обычен и обилен на песках в долине, растет также на эродированных глинистых склонах.

F. viviparoidea Krajina et Pavlick (*F. vivipara* (L.) Smith) — на осыпных склонах, луговинах на песках; обычно.

Bromopsis pumpelliana (Scribn.) Holub — на песках в долинах, в основном слабозадернованных, на норовищах; реже на глинистых обнажениях.

Elymus macrourus (Turcz.) Tzvel. — на глинистых эродированных ярах р. Логаты; реже на обнажениях по вершинам холмов.

E. subfibrosus (Tzvel.) Tzvel. — вместе с предыдущим, но чаще.

E. vassiljevii Czer. — обильно на глинистых останцах, ярах р. Логаты.

Все 3 вида *Elymus* более нигде не встречены.

Eriophorum brachyantherum Trautv. et Mey. — встречен 1 раз на шлейфе водораздельного холма в бугорковой тундре.

E. medium Anderss. — часто в мокрых понижениях болотных массивов.

E. polystachion L. — повсеместно на болотах, обильно в тундрах склонов и плоских водоразделов, в деллевых комплексах, в полигонах болот.

E. russeolum Fries — довольно обычен в мокрых полигонах болот.

E. scheuchzeri Hoppe — в основном по долинам: в старицах, по илистым отмелям, в полигонах болот, в ивняках; на водоразделах редко.

E. vaginatum L. — обилен в тундрах склонов, в деллевых комплексах, иногда на валиках болот, обычно в слабых западинах водоразделов.

Carex aquatilis Wahlenb. — редко, в воде у берегов стариц в пойме.

C. arctisibirica Jurtz. — повсеместно, кроме водоемов и песчаных дюн, доминирует в тундрах и на сухих валиках болот.

C. chordorrhysa Ehrh. — доминирует в полигонах болот в долинах.

C. concolor R. Br. — повсеместно; массово на увлажненных участках, в деллях, сырых тундрах, на отмелях, в сырых ивняках, на болотах.

C. lachenalii Schkuhr. — нивальные лужайки у подножий холмов, особенно песчаных, шлейфы сырых склонов; довольно обычен.

C. melanocarpa Cham. et Trautv. — редко, на песчаных останцах.

C. misandra R. Br. — редко, на песчаных останцах террас.

C. physocarpa C. Presl (*C. saxatilis* subsp.*laxa* (Trautv.) Kalela) — спорадически, на берегах стариц, сырых отмелях.

C. rariflora (Wahlb.) Smith — в полигонах долинных болот, спорадически.

C. rotundata Wahlenb. — в полигонах болот на высокой пойме, не часто, но в местах произрастания массово, как и предыдущий вид.

C. vaginata Tausch — только в кассиопеевых тундрах склонов террас.

Juncus biglumis L. — спорадически на песчаных отмелях, в болотах, на пятнах в тундрах, на мокрых лугах, в болотцах под снежниками.

J. castaneus Smith — редко, в сырых долинных кустарниках.

J. triglumis L. — редко, в нивальных болотцах под снежниками.

Luzula confusa Lindeb. — повсеместно, в долинах и на водоразделах, реже на болотах (бугры); обильнее всего на луговых склонах.

L. multiflora (Retz.) Lej. — редко, на лугах эродированных берегов.

L. nivalis Laest. ex Spreng. — на сухих склонах песчаных террас, байджарахах, нивальных лужайках; реже по пятнистым тундрам и буграм болот.

L. parviflora (Ehrh.) Desv. — встречен 1 раз на луговом склоне.

L. tundricola Gorodk. — в бугорковых тундрах по шлейфам склонов на защищенных участках; редко.

L. wahlenbergii Rupr. — на сырых моховых окраинах болот и стариц; редко.

Tofieldia coccinea Richards. — редко на песчаных останцах.

Lloydia serotina (L.) Reichenb. — обычен и обилен на сухих участках (луговины, песчаные холмы, бровки, берега рек и ручьев).

Salix arctica Pall. — на песчаных и глинистых холмах, в пятнистых тундрах.

S. glauca L. — в долинных кустарниках, на валиках и буграх болот; часто.

S. lanata L. — массово в поймах; часто в нижних частях склонов холмов; реже на водоразделах и валиках болот.

S. nummularia Anderss. — обильно на песках поймы и террас, на сухих участках, где иногда доминирует.

S. polaris Wahlenb. — обычно в тундрах водоразделов, на склонах долин ручьев, редко в моховых ивняках долин; не обилен.

S. pulchra Cham. — чаще всего на буграх болот, в тундрах водоразделов, в долинных ивняках постоянно, но не обильно, часто в деллях.

S. reptans Rupr. — широко распространенный массовый вид как в долине, так и на водоразделах; особенно часто на болотах и в деллях.

Betula nana L. — повсеместно на болотах и в тундрах террас, водоразделов, отсутствует только на эродированных участках.

Oxyria digyna (L.) Hill — спорадически на луговых склонах.

Rumex arcticus Trautv. — редко, на болотах и в сырых деллях.

R. graminifolius Lamb. — на песчаных незадернованных гривах и холмах.

R. graminifolius var. *subspathulata* (Trautv.) Tolm. — на задернованных песках.

Polygonum ellipticum Willd. ex Spreng. — везде на дренированных сухих местах: луговинах, ярах, террасах, в кустарничковых тундрах; не обилен.

P. ochreatum L. — только на сухих песках в пойме; не часто.

P. viviparum L. — повсеместно, в тундрах, на буграх болот, наиболее обилен в долинных ивняках и на лугах.

Stellaria ciliatosepala Trautv. — обычно, но не обильно в ивняках, на луговых склонах, в деллях, на валиках болот.

S. crassifolia Ehrh. — редко, на отмелях.

S. crassipes Hult. — единично, в ивняках на средней пойме.

S. edwardsii R. Br. — в сухих песчаных тундрах террас; не часто.

S. peduncularis Bunge — часто на эродированных склонах, песках, байджарахах, среди кустарников, на норовищах.

Cerastium bialynickii Tolm. — на пятнах в тундрах; спорадически.

C. jenisejense Hult. — редко, на песках низкой и средней поймы.

C. maximum L. — обильно на песчаных склонах, речных берегах, в том числе эродированных, в ивняках, на байджарахах и норовищах.

C. regelii Ostenf. — часто на отмелях, обильно в ивняках, на эродированных склонах; в тундрах нет.

Minuartia arctica (Stev. ex Ser.) Aschers. et Graebn. — повсеместно в тундрах на дренированных участках, на песках, в кустарниках.

M. macrocarpa (Pursh) Ostenf. — реже предыдущего, более приурочен к песчаным террасам и луговинам, на бордюрах пятен довольно обычен.

M. rubella (Wahlenb.) Hiern — на дренированных слабозадернованных участках в тундрах всех типов, реже на байджарахах и выходах глин.

Silene paucifolia Ledeb. — встречен 1 раз на глинистом холме.

Lychnis sibirica L. subsp. *villosula* (Trautv.) Tolm. — только на сухих песчаных террасах и их склонах.

Gastrolychnis angustiflora Rupr. subsp. *tenella* (Tolm.) Tolm. et Kozh. — на зарастающих берегах, луговых склонах, байджарахах. Некоторые экземпляры явно переходны к subsp. *angustiflora.*

G. apetala (L.) Tolm. et Kozh. — спорадически в пятнистых тундрах.

G. involucrata (Cham. et Schlecht.) A. et D. Löve — на луговинах по берегам рек и ручьев, байджарахах, в ивняках, сухих тундрах.

Caltha arctica L. — часто в ручьях, старицах, болотных водоемах.

C. caespitosa Schipcz. — редко, в обводненных полигонах (*f. natans*).

Delphinium middendorffii Trautv. — спорадически, в пойменных ивняках, на береговых лугах, глинистых обнажениях, зарастающих склонах.

Batrachium trichophyllum (Chaix) van den Bosch subsp. *lutulentum* (Perrier et Song.) Janchen — в старичных водоемах, полигонах; часто.

Ranunculus affinis R. Br. — обычен на ярах, в кустарниках, в деллевых комплексах, на террасах.

R. borealis Trautv. — часто в долинных ивняках и на лугах.

R. glabriusculus Rupr. — встречен 1 раз в ивняке на террасе.

R. gmelinii DC. — спорадически в понижениях высокой поймы, на отмелях, в полигонах болот; в местах произрастания обилен.

R. hyperboreus Rottb. — нередко на глинистых отмелях, в лужах.

R. lapponicus L. — повсеместно на болотах: на буграх и валиках.

R. nivalis L. — на берегах озер, байджарахах, нивальных склонах; часто.

R. pallasii Schlecht. — изредка в озерках полигональных болот.

R. pygmaeus Wahlenb. — у подножий нивальных склонов, на байджарахах.

R. sulphureus Soland — в сырых тундрах, деллях, лугах и ивняках долин.

Papaver angustifolium Tolm. — встречен 1 раз на склоне террасы.

P. lapponicum (Tolm.) Nordh. subsp. *orientale* Tolm. — часто, но не обильно на склонах террас, берегов, байджарахов, в сухих тундрах.

P. minutiflorum Tolm. — в долине на сухих пойменных участках и песчаных останцах террас; спорадически.

P. polare (Tolm.) Perf. — встречен 1 раз на песчаном холме.

Eutrema edwardsii R. Br. — обычно в сырых и влажных тундрах.

Arabidopsis bursifolia (DC.) Botsch. — нередко на глинистых останцах холмов и оползнях, 1 раз у постройки.

Descurainia sophioides (Fisch. ex Hook.) O. E. Schulz — часто на глинистых и песчаных эродированных берегах, у построек.

Erysimum pallasii (Pursh) Fern. — очень редко на глинистых холмах.

Cardamine bellidifolia L. — широко распространен в плакорных и долинных тундрах, в деллях, на валиках болот, но нигде не обилен.

C. pratensis L. — спорадически в сырых деллях, в долинах ручьев.

Arabis petraea (L.) Lam. subsp. *septentrionalis* (N. Busch) Tolm. — редко, на прирусловых песках и дюнах.

A. petraea subsp. *umbrosa* (Turcz.) Tolm. — там же; единично.

Parrya nudicaulis (L.) Regel — в пятнистых и бугорковых тундрах, деллевых комплексах, на эродированных склонах; обычен, но не обилен.

Draba cinerea Ad. — довольно часто на сухих песчаных и глинистых эродированных участках, в сухих ивняках.

D. fladnizensis Wulf. — редко в пятнистых тундрах и в ивняках.

D. glacialis Ad. — часто в оврагах, на нивальных склонах, у ручьев.

D. hirta L. — на приречных лугах и эродированных склонах, сухих террасах, в ивняках, на байджарахах, оползнях; часто.

D. lactea Ad. — редко, в пятнистых тундрах и на нивальных лугах.

D. oblongata R. Br. ex DC. — на пятнах в тундрах, в нивальных нишах, оврагах.

D. parvisiliquosa Pohle — редко на песчаных террасах.

D. pauciflora R. Br. — редко, в кассиопейных тундрах склонов террас, щебнистых тундрах моренных останцов.

D. pseudopilosa Pohle — в кассиопейных тундрах на склонах; редко.

D. subcapitata Simm. — только на дюнах средней поймы.

Cochlearia arctica Schlecht. — только во влажных межблочьях байджарахов, в местах произрастания обилен.

C. groenlandica L. — вместе с предыдущим, но менее обилен.

Saxifraga cernua L. — часто и обильно в долине в ивняках, на осыпных и луговых склонах, на байджарахах; в тундрах реже.

S. cespitosa L. — редко, у подножий нивальных склонов, в распадках.

S. foliolosa R. Br. — в болотных комплексах долин и водоразделов, на пятнах в сырых тундрах, в деллях, нивальных нишах, распадках, не обилен.

S. hieracifolia Waldst. et Kit. — обычно в пятнистых и бугорковых тундрах, на луговых склонах, в ерниках, ивняках, на байджарахах.

S. hirculus L. — обычно, но не обильно в пятнистых тундрах, на буграх болот, чаще в деллях, в долинах ручьев, в ивняках.

S. hyperborea R. Br. — у подножий сырых нивальных склонов; редко.

S. nelsoniana D. Don — широко распространен, но не обилен; практически везде, кроме водоемов и незадернованных песков.

S. nivalis L. — изредка, на нивальных склонах байджарахов и террас.

S. spinulosa Ad. — только на моренных холмах и песчаных склонах террас в кассиопейных тундрах; редко.

S. tenuis (Wahlenb.) H. Smith — редко на нивальных склонах.

Chrysosplenium alternifolium L. — в деллях, по ручьям, в пойменных болотах, ивняках и на мокрых лугах; довольно часто.

Parnassia palustis L. subsp. *neogaea* (Fern.) Hult. — только в слабых западинах зарастающих глинистых берегов р. Логаты, мелкая форма.

Rubus chamaemorus L. — на буграх и валиках болот, спорадически.

Comarum palustre L. — обычен по краям болотных водоемов в долине.

Potentilla arenosa (Turcz.) Juz. — на эродированных и луговых ярах рек, на глинистых останцах, на песчаных склонах поймы, в сухих тундрах.

P. hyparctica Malte — обычно на байджарахах, лугах и в ивняках, спорадически встречается в тундрах, обильно на норовищах.

P. rubella Sørens. — изредка по луговым склонам рек.

P. stipularis L. — обычно по луговинам на приречных склонах, на сухих террасах и их склонах, на байджарахах.

Dryas punctata Juz. — доминант пятнистых тундр на холмах и террасах, реже на склонах, в нивальных нишах и ивняках.

Astragalus alpinus L. subsp. *arcticus* Lindm. — наиболее обилен в травяных ивняках, на луговых склонах, обычен в пятнистых тундрах холмов.

A. umbellatus Bunge — обилен в долинных ивняках и на лугах, обычен в тундрах всех типов, особенно на террасах.

Oxytropis deflexa Pall. — встречен 1 раз в бугорковой травяно-кустарничковой тундре в распадке яров; цветет и плодоносит.

O. nigrescens (Pall.) Fisch. — часто и обильно на сухих песчаных террасах, на моренных останцах; в остальных тундрах редко.

O. taimyrensis (Jurtz.) A. et D. Löve — только в долине на сухих песчаных террасах, в ивняках по бровке средней поймы; здесь обычен.

O. tichomirovii Jurtz. — единично на песчаной бровке поймы.

Hedysarum arcticum B. Fedtsch. — обилен в долинных ивняках, на лугах по склонам поймы и террас.

Epilobium davuricum Fisch. — редко, на пятнах в пятнистых тундрах.

Hippuris vulgaris L. — спорадически в старицах и болотных ручьях.

Pachypleurum alpinum Ledeb. — в ивняках, на луговых склонах; обычен.

Pyrola grandiflora Radius — часто в тундрах, особенно на склонах.

Orthilia obtusata (Turcz.) Jurtz. — редко в сырых моховых тундрах.

Ledum palustre L. subsp. *decumbens* (Ait.) Hult. — повсеместно в тундрах склонов и плоских водоразделов, на болотах и в ерниках, на террасах.

Cassiope tetragona (L.) D. Don — широко распространен в тундрах всех типов, особенно по задернованным песчаным склонам.

Arctous alpina (L.)Nied. — редко, на южных склонах песчаных террас.

Vaccinium uliginosum L. subsp. *microphyllum* (Lange) Tolm. — обильно на плоских водоразделах, склонах, песчаных террасах, буграх и валиках болот.

V. vitis-idaea L. subsp. *minus* (Lodd.) Hult. — повсеместно в тундрах всех типов, обильно на склонах и плоских водоразделах, на буграх болот.

Empetrum subholarcticum V. Vassil. — редко, на южных склонах террас.

Androsace septentrionalis L. — повсеместно на осыпных склонах.

A. triflora Ad. — редко, на дренированных останцах всех типов.

Armeria maritima (Miller) Willd. — часто на песчаных холмах, гривах и террасах, в ивняках поймы, иногда на отмелях.

Comastoma tenellum (Rottb.) Toyokuni — редко, в западинах оврагов.

Polemonium acutiflorum Willd. ex Roem. et Schult. — изредка в сырых ивняках по долинам и окраинам озер.

P. boreale Ad. — часто на луговых склонах, в сухих тундрах, ивняках.

Myosotis asiatica (Vestergr.) Schischk. et Serg. — обильно в ивняках и на лугах, обычно в дренированных тундрах террас и вершин холмов.

Eritrichium villosum (Ledeb.) Bunge subsp. *villosum* — песчаные тундры, бровки и дюны, щебнистые останцы, вершины холмов; не обилен.

Thymus extremus Klok. — встречен 1 раз на песчаной гриве.

Lagotis glauca Gaertn. subsp. *minor* (Willd.) Hult. — во влажных и болотистых тундрах, ивняках, на берегах ручьев, в деллях, на байджарахах; обычен.

Castilleja rubra (Drob.) Rebr. — на луговых склонах высокой поймы, байджарахах; изредка, но в местах произрастания обильно.

Pedicularis albolabiata (Hult.) Ju. Kozhevn. — на полигонах и влажных валиках болот, в деллях, моховых ивняках; обычно.

P. amoena Ad. ex Stev. — часто на сухих лугах и в тундрах террас.

P. capitata Ad. — обычен по сухим луговинам и тундрам террас, в ивняках, на байджарахах, в пятнистых тундрах выпуклых холмов.

P. dasyantha Hadač — редко, в пятнистых тундрах террас и холмов.

P. hirsuta L. — часто, в мокрых тундрах и ивняках, на валиках болот.

P. lapponica L. — обычен в сырых кустарниках, тундрах водоразделов, на влажных лугах, в деллях и на буграх болот.

P. oederi Vahl — часто в долинных ивняках и на сухих лугах.

P. sudetica Willd. s. l. aff. subsp. *interioroides* Hult. — в нижних частях приречных склонов, ивняках, деллях; изредка.

P. verticillata L. — в кустарничковых тундрах, лугах, ивняках; обычно.

P. villosa Ledeb. ex Spreng. — часто на лугах склонов, в приречных ивняках, на байджарахах, по отмелям.

Valeriana capitata Pall. — повсеместно, кроме водоемов и песков.

Erigeron eriocephalus J. Vahl — на лугах и в тундрах сухих склонов, в травяных ивняках в пойме.

Antennaria villifera Boriss. — только на песчаных террасах.

Tanacetum bipinnatum (L.) Sch. Bip. — обильно на склонах террас, в пойменных ивняках, на песках, на осыпях и суглинистых останцах.

Tripleurospermum hookeri Sch. Bip. — обилен на песчаных и глинистых эродированных берегах, у построек.

Artemisia borealis Pall. s. l. — на песчаных террасах, по отмелям, на гривах.

A. furcata Bieb. — вместе с предыдущим и на щебнистых холмах.

A. tilesii Ledeb. — в пойменных лугах и кустарниках, на осыпях; обычно.

Petasites frigidus (L.) Fries. — обилен в ивняках по ручьям, на мокрых лугах, по окраинам болот, в глубоких деллях.

P. sibiricus (J. F. Gmel.) Dingwall — изредка в пятнистых тундрах, чаще в нивальных нишах, на лугах и в кустарниках по берегам озер.

Arnica iljinii (Maguire) Iljin — на сухих долинных склонах; обычно.

Senecio atropurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch. — в мокрых тундрах, болотах.

S. congestus (R. Br.) DC. — обилен у построек, а также на отмелях.

S. resedifolius Less. — в дренированных тундрах холмов и террас, на прирусловых лугах и в ивняках, на байджарахах, в кассиопейных тундрах склонов; часто.

S. tundricola Tolm. — в тундрах и луговинах песчаных террас и холмов.

Saussurea tilesii (Ledeb.) Ledeb. — везде, кроме болот, наиболее обильно на олуговелых склонах и в ивняках долин.

Taraxacum arcticum (Trautv.) Dahlst. — в нивальных тундрах и лугах.

T. ceratophorum (Ledeb.) DC. — часто в ивняках, на лугах и норовищах.

T. lateritium Dahlst. — в сухих тундрах и на лугах в долине; нередко.

T. longicorne Dahlst. — редко; на байджарахах и лугах на склонах.

T. macilentum Dahlst. — повсеместно на лугах долин и водоразделов.

T. taimyrense Tzvel. — изредка на отмелях и бровке средней поймы.

Таксономический анализ. Флористический список включает в себя 225 видов и подвидов, представляющих 95 родов и 33 семейства. Следует отметить, что в ландшафте озерно-ледниковой равнины (*A*) встречено 166, а в долинном (*B*) — 205 видов, общими для обоих являются 146. Таким образом, несмотря на территориальную близость, флористическое сходство их довольно низкое: коэффициент Съеренсена — 78.7 %, что подчеркивает своеобразие ландшафтов. Меры включения Симпсона: $K_S(A; B)=0.86$; $K_S(B; A)=0.72$. В систематическом отношении различия проявляются лишь на родовом и видовом уровнях.

Наиболее богатые семейства для флоры в целом: *Poaceae* (46 видов, 16 родов), *Asteraceae* (21, 10), *Brassicaceae* (21, 9), *Caryophyllaceae* (17, 6), *Cyperaceae* (17, 2); эта последовательность свойственна обоим ландшафтам. Наиболее богатые роды — *Carex* (11 видов), *Poa*, *Ranunculus*, *Draba*, *Saxifraga*, *Pedicularis* (все по 10 видов). Подобный таксономический спектр довольно типичен для флор субарктических тундр. Во флоре равнинного ландшафта отмечена следующая последовательность ведущих родов: *Poa* (9 видов), *Draba*, *Pedicularis* (по 8), *Ranunculus*, *Saxifraga*, *Salix* (по 7); долинного — *Carex* (11), *Ranunculus*, *Draba*, *Saxifraga*, *Pedicularis* (по 10), *Poa* (9 видов).

Усиление роли видов *Carex* и *Ranunculus* во флоре равнинного ландшафта связано с его сильной заболоченностью. Вообще инфраструктура ландшафтов весьма сказывается на таксономическом спектре флоры. Так, присущие только долинному комплексу роды (у нас в основном одновидовые) представляют водный и псаммофильный комплексы (*Pleuropogon*, *Batrachium*, *Hippuris*, *Sparganium*; *Lychnis*, *Arabis*,

Arctous, *Empetrum*, *Antennaria*, *Thymus*, *Armeria*), а специфичные для озерно-ледниковой равнины входят в эрозиофильный комплекс глинистых, часто слабо засоленных обнажений (*Elymus*, *Puccinellia*, *Arabidopsis*, *Silene*, *Erysimum*).

Географический анализ. Анализ соотношения широтно-зональных групп показал, что в составе флоры преобладают виды криофитной группы: метаарктические (27 %), арктоальпийские (23) и собственно арктические, роль которых довольно невелика (13 %). Довольно высок процент гемикриофитов (гипоарктических и гипоаркто-монтанных видов) — 23.7, а также некриофитов (арктобореальных и бореальных) — 13.3 %. Обогащенность флоры гипоарктическими и бореальными видами связана, по-видимому, с благоприятными мезоклиматическими условиями Логатско-Кубалахской депрессии, эрозионным расчленением, обусловливающим разнообразие защищенных прогреваемых экотопов. По соотношению широтно-зональных групп равнинный и горный ландшафты почти не различаются.

Что касается соотношения долготных групп, то среди них, как и в большинстве тундровых флор, преобладают циркумполярные виды (46.5 %), хотя и не столь резко, как это свойственно более северным флорам. Виды с широким ареалом (восточноевропейско-сибирско-американские, евросибирско-западноамериканские) составляют 11.8 %, евросибирские (без Америки) — 9.2, азиатско-американские (без Европы) — 16.2, собственно сибирские — 16.2 %. Различий между двумя ландшафтами также нет.

Эколого-ценотический анализ. Простая констатация таксономического состава и набора географических элементов не дает полной характеристики флоры. Наиболее интересны сведения о роли отдельных видов и географических групп в сложении сообществ, их численности, экологической амплитуде и активности.

Согласно общепринятым критериям (Юрцев, 1968) нами выделено 5 категорий активности видов, основанных на широте экологической амплитуды и общем уровне численности: особо активные (3 вида), высокоактивные (14), среднеактивные (63), малоактивные (54), неактивные (94 вида).

Наибольшее участие в строении сообществ принимают виды первых 3 категорий, имеющие или очень широкую экологическую амплитуду, или высокую численность в основных экотопах, или сочетающие оба эти признака. К особо активным видам относятся *Carex arctisibirica*, *Betula nana* и *Salix reptans*, присутствующие и большей частью доминирующие почти на всей территории. К высокоактивным отнесены как доминанты многих сообществ (*Carex concolor*, *Calamagrostis holmii*, *Eriophorum polystachion*, *Salix lanata*, *Dryas punctata*, *Cassiope tetragona*), отсутствующие либо на болотистых пространствах долины, либо на сухих глинистых и песчаных эродированных участках, так и виды невысокой численности, но крайне широкой экологической амплитуды (*Alopecurus alpinus*, *Arctagrostis latifolia*, *Poa arctica*, *P. alpigena*, *Saxifraga nelsoniana*, *Polygonum viviparum*, *Luzula confusa*, *Equisetum boreale*).

Если группа особоактивных видов представлена 3 семействами, высокоактивных — 9, причем наиболее часты злаки и осоки, то в группу среднеактивных видов входят представители 18 семейств; ведущую роль играют опять же злаки, осоки и ивы, а также бобовые и сложноцветные.

Из 5 ведущих семейств действительно ведущими являются 2 — *Poaceae* (19 видов из 46 активно участвуют в формировании растительного покрова) и *Cyperaceae* (11 видов из 17). В крупных семействах *Asteraceae*, *Caryophyllaceae*, *Brassicaceae* активными являются соответственно 5, 4 и 1 вид; они относятся к среднеактивным. Более мелкие семейства *Salicaceae*, *Rosaceae*, *Ericaceae*, *Fabaceae* целиком или более чем наполовину представлены активными видами. То же можно сказать и о родах. Из крупных родов только в роде *Carex* отмечено 6 активных видов из 11, во всех остальных — по 2—3 (в роде *Saxifraga* — 4). Роды *Eriophorum* и *Salix* практически полностью представлены видами первых 3 категорий.

Отсюда можно заключить, что наибольшую роль в формировании растительности

играют семейства *Cyperaceae*, *Poaceae*, *Salicaceae*, *Ericaceae*, *Saxifragaceae*, а флористическое разнообразие обеспечивается вышеназванными крупными семействами. Интересно, что крупное сем. *Brassicaceae*, стоящее в пятерке ведущих практически во всех арктических флорах, у нас полностью представлено неактивными видами. Виды крупнейшего арктического рода *Draba* немногочисленны, встречаются спорадически, хотя на близрасположенных моренных грядах (оз. Надатурку) они играют существенную роль; еще более активны они в горах (р. Бол. Боотанкага, оз. Левинсон-Лессинга) и в арктических тундрах (оз. Прончищева), что видно из предыдущих работ (Кожевников, 1992; Поспелова, 1994, 1995а, б; Поспелова, Куваев, 1994).

Несмотря на то что в составе флоры преобладают виды криофитной группы, активность их не выше, чем у гипоарктических или бореальных. Лишь 34 % криофитов являются активными видами, в то время как для гипоарктических видов этот показатель составляет 42 %, а для бореальных — 30. Правда, следует оговориться, что в основном это относится к среднеактивным видам; в группах особо- и высокоактивных преобладают все же метаарктические и арктоальпийские виды и лишь 4 (*Equisetum boreale*, *Eriophorum polystachion*, *Salix lanata*, *Betula nana*) имеют более южные ареалы.

Таким образом, по данным таксономического и географического анализа флору ключевого участка можно охарактеризовать как умеренно арктическую, сибирскую, со значительным участием гипоарктического элемента. Это участие выражается не только в таксономической структуре, но и в значительной активности гипоарктических (и бореальных) видов, которые участвуют в строении растительного покрова наряду с арктоальпийскими и метаарктическими. Разнообразием экотопов, в том числе редких и специфичных (песчаные дюны, глинистые яры и овраги, выходы морских глин), в значительной мере обусловливается флористическое разнообразие территории, так как стенотопные виды составляют 53 % всего списка.

Подробный анализ с учетом состава парциальных флор и активности видов на уровне экотопов будет дан в отдельной работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антропоген Таймыра. М., 1982. 182 с.

Арктическая флора СССР. М—Л., 1960—1987. Т. 1—10.

Кожевников Ю. П. Сосудистые растения бассейна реки Большая Боотанкага (горы Бырранга) // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 9. С. 39—51.

Поспелова Е. Б. Флора северной части бассейна реки Логата (Центральный Таймыр) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 1. С. 14—24.

Поспелова Е. Б. Флора сосудистых растений района озера Левинсон-Лессинга (горы Бырранга, Центральный Таймыр) // Бот. журн. 1995а. Т. 80. № 2. С. 58—64.

Поспелова Е. Б. Флора сосудистых растений юго-восточных предгорий Бырранги (район озера Прончищева) // Арктические тундры Таймыра и островов Карского моря. М., 1995б. С. 72—93.

Поспелова Е. Б., *Куваев В. Б.* Дополнения к флоре сосудистых растений бассейна реки Большая Боотанкага (горы Бырранга, Центральный Таймыр) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 2. С. 112—117.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Л., 1968. 235 с.

Ignatov M. S., *Afonina O. M.* Check-list of mosses of the former USSR // Arctoa. 1992. Vol. 1. P. 1—95.

Московский государственный
университет им. М. В. Ломоносова
Институт проблем экологии
и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Москва

Получено 17 IV 1995

SUMMARY

The annotated list of vascular flora of area «Malaya Logata» (Nature Reserve «Taimyrsky», 73° 28′ N, 98° 20′ E) includes 225 plant species and subspecies. For every taxon the main habitats and frequency are given. The territory is situated in the subzone of typical tundras. The landscape structure is complex; there are fragments of two landscapes on the territory: 1) fluvioglacial plain (up to 85 m above the sea level); 2) alluvial depression (30—60 m). The floristic similarity of landscapes is 78.7 %. The taxonomical and geographical structure of both floristic lists almost does not differ. The hypoarctic and boreal species as well as cryophytes (arctic, arcto-alpine, metaarctic taxa) play an important role in the formation of plant cover. The active species make up 34 % of the cryophyte group, 42 % of hemicryophytes (hypoarctic) and 30 % of non-cryophytes (boreal). The flora of Malaya Logata is moderately arctic, Siberian, with essential partipication of hypoarctic and boreal taxa. The vegetation of the area is briefly described for each individual structural component of the landscapes. The most interesting floristic finding is the population of *Oxytropis deflexa* Pall., it is the most northern and western locality of its range.

УДК 005 :581.55 (282.255.1) Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 1

© Ж. В. Кузьмина

КЛАССИФИКАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ДЕЛЬТЫ АМУДАРЬИ

J. V. KOUZMINA. CLASSIFICATION OF THE VEGETATION OF THE AMUDARYA DELTA

Осуществлена синтетическая эколого-динамическая классификация растительности дельты Амударьи. Наибольшее внимание уделялось выделению таксономических единиц среднего (формация) и низшего (ассоциация) рангов при уточнении их границ с использованием эколого-морфологического и флористического принципов и метода ординаций. Классификация не ограничивается размерами анализируемого материала, не требует его предварительного отбора, проста и наглядна. Объективность полученных результатов подтверждается совпадением не только эколого-флористических, но также экологических признаков общности фитоценозов.

В дельте Амударьи в настоящее время в результате изменения гидрологических условий происходит существенная количественная и качественная деформация растительности. Дестабилизация экологической обстановки в низовьях Амударьи в связи с зарегулированием речного стока и падением вслед за этим уровня Аральского моря оказала наиболее существенное негативное влияние на растительность гидроморфных и полугидроморфных местообитаний, преобладавшую ранее в пределах дельты (Бахиев, 1985; Новикова, 1985; Трешкин, 1990; Трешкин, Кузьмина, 1993; Zaletaev, Novikova, 1995). Данная работа выполнена в рамках проекта «Экологические исследования и мониторинг в дельтах рек Амударьи и Сырдарьи для обоснования реабилитации экосистем — 509/RAS/40 Aral Sea», осуществляемого ЮНЕСКО совместно с Министерством исследований и технологий Германии (BMFT).

Цель работы — попытка разработки синтетической классификации растительности, которая: была бы максимально проста и понятна при ее использовании специалистами разного профиля; доступна для компьютерной обработки вплоть до выделения наименьших таксономических единиц — ассоциаций; наиболее приемлема для создания на ее основе геоботанических карт разного (крупного или мелкого) масштаба, отражающих признаки самого растительного покрова с обязательным учетом его экологических и географических связей; позволяла бы учитывать и классифицировать различные переменные состояния растительных сообществ (как серийные, так и трансформационные) и их экологические связи для установления естественной иерархии фитоценозов в связи с постоянным антропогенным воздействием на ход эволюции растительного покрова; была бы лишена некоторых недостатков других классификаций, построенных на основании отдельных принципов систе-

матизации: флористического, динамического, физиономического, ареал-географического и др. (Грибова, Исаченко, 1972).

Поскольку растительный покров является одним из компонентов ландшафта, то при обосновании классификации растительности учитывались следующие географические закономерности: местоположение региона Приаралья в пустынной зоне; интразональный характер естественной растительности в поймах и дельтах рек Центральной Азии; чрезвычайная изменчивость географических компонентов в речных долинах, ускоряющая процесс динамики фитоценозов пойменной растительности; сильное влияние антропогенного фактора, обусловленного как региональными (в связи с зарегулированием речного стока), так и локальными (в связи с вырубками, выпасом, транспортными нагрузками) нарушениями природной среды.

Материалом для геоботанических классификационных построений послужили 450 описаний растительности, являющихся частью эколого-геоботанической базы данных для регионов Центральной Азии (Новикова, Трофимова, 1994), созданной в лаборатории динамики наземных экосистем Института водных проблем (ИВП) РАН при участии автора. В работе использованы описания растительности и почв, сделанные А. Ашировой, А. Бахиевым, О. Н. Бондаренко, Р. С. Верник, Ф. И. Ивановым, Ж. В. Кузьминой, Е. П. Кочубей, З. А. Майлун, И. Ф. Момотовым, Н. М. Новиковой, В. М. Стец, С. Е. Трешкиным.

В настоящее время антропогенная деятельность достигла планетарных масштабов и постоянно влияет на ход эволюционного развития растительности, приводя к исчезновению коренных вариантов растительных сообществ и возникновению повсеместной экотонизации растительного покрова (Залетаев, 1989). В то же время растительность дельт рек пустынной зоны обладает ярко выраженными чертами пространственного, временного и синтаксономического континуума. Совокупность этих 2 факторов выдвинула на первый план задачу по установлению четких критериев выделения низших и средних таксономических единиц растительности и определению пограничных ступеней их динамически необратимых изменений с учетом представлений В. Б. Сочавы (1972, 1979) об эпитаксонах.

Равнинный характер пустынного региона, а также своеобразие условий местообитаний тугайной и солончаковой растительности объясняют относительную бедность ее флоры в дельте Амударьи. Бедность флористического состава растительности гидроморфных местообитаний отмечали также Майлун (1973) и Бахиев (1985). Так, во флоре Узбекистана насчитывается 285 видов растений, встречающихся в тугаях, из них только 190 видов могут относиться к собственно тугайным, из которых лишь 40 являются типичными растениями (Майлун, 1973). Из всей флоры низовьев Амударьи (включающих в себя такие природные районы, как долина и дельта Амударьи, южный берег Аральского моря, останцовые возвышенности Кусканатау, Кызылджар, Бельтау, Кырантау и п-ов Токмаката), которая насчитывает 638 видов растений, на долю растительности тугайных и солончаковых местообитаний приходится лишь 30 % или 191 вид сосудистых растений (Бахиев, 1985). В ходе обработки материала из эколого-геоботанической базы данных ИВП РАН были получены близкие значения. Так, флора соответствующих местообитаний только дельты Амударьи составила, по нашим данным, 172 вида сосудистых растений, причем, как и ранее (Бахиев, 1985), половина ее приходится на тугайные местообитания.

Относительной флористической бедностью интразональной растительности дельты Амударьи определяется малое видовое разнообразие отдельных фитоценозов. По любой пробной площадке обычно насчитывается не более 20 видов растений, а в составе сообществ часто участвует довольно постоянная группа травяных многолетников, лиан и кустарников: *Phragmites australis, Aeluropus littoralis, Cynanchum sibiricum, Clematis orientalis, Tamarix ramosissima, T. hispida, Halimodendron halodendron* и др.[1]

Неустойчивый гидрологический режим территории и ее сильная локальная антро-

[1] Здесь и далее латинские названия растений даны по сводке С. К. Черепанова (1981).

погенная нарушенность нередко приводят к образованию монодоминантных сообществ с минимальным составом сопутствующих видов, маловидовых сообществ с неярко выраженным или вовсе невыраженным доминированием 1—2 видов растений, а также сообществ с растительностью переходного характера, большая часть геоботанических описаний которых обычно выбраковывается в некоторых классификациях на стадии первоначального анализа материалов.

В ходе построения данной классификации, принимая во внимание перечисленные ранее предъявляемые к ней требования, а также причины естественного и антропогенного характера, чрезвычайно важно было использование максимально полного массива геоботанических описаний. Все это поставило задачу проведения систематизации на основании не только флористического принципа.

Зональностью и интразональностью местоположения таксономической единицы фитоценомера определяются важнейшие лимитирующие факторы: засоленность и увлажненность (глубина залегания грунтовых вод) почвенного профиля. В связи с этим в приводимой классификации категории высшего таксономического ранга делятся в соответствии с типологией и номенклатурой К. З. и П. К. Закировых (1969, 1978), которая также подходит для расшифровки сукцессионных смен растительности. На основании этого таксоном первого порядка является климатип, выделяемый в соответствии с особыми гидротермическими условиями. В работе выделяются 2 климатипа: Thermomesophyta, Thermoeuxerophyta (табл. 1).

Таксоны второго порядка — эдафотипы — различаются по эдафическим условиям. Под эдафотипом понимают растительное сообщество, формирующееся в определенных почвенно-грунтовых условиях со специфическими физико-химическими свойствами и почвенным или грунтовым увлажнением (Закиров, Закиров, 1969). Выделяются 2 эдафотипа: пойменная растительность (тугай) — Potamophyta; растительность солончаковых пустынь — Halophyta.

Каждый эдафотип по жизненным формам эдификаторов разделяется на ценотипы, соответствующие классу формации в общепринятом понимании русских геоботаников. Всего выделяются 7 ценотипов (табл. 1). В представляемой классификации отсутствует эдафотип Helophyta (болотной растительности) на основании того, что в дельтах и поймах рек Средней Азии в настоящее время постоянных болот, в традиционном понимании болотоведов (Кац, 1984; Боч, Мазинг, 1979), не существует, болотный и луговой процесс быстро сменяют друг друга, а все травяные сообщества гидроморфных местообитаний сукцессионно связаны с кустарниковыми и древесными тугаями.

Основная задача при выполнении классификации состояла в выделении средних (формаций) и низших (ассоциаций) таксономических категорий растительности. Поскольку эколого-морфологический принцип в систематизации растительности (на основании выделения доминирующих видов определенных экобиоморф в пределах господствующих ярусов) (Шенников, 1938; Лавренко, 1940; Александрова, 1969) получил наибольшее развитие в русской геоботанике, понятен специалистам смежных специальностей и является достаточно простым, он был использован для выделения средних (формаций) таксономических категорий растительности. Для этого весь массив геоботанических описаний был разделен на более или менее однородные группы — по господствующим в сообществах видам-эдификаторам. В результате этого разделения выявились описания, которые в силу ряда причин (антропогенная нарушенность или серийность) было трудно отнести к одной определенной группе. Эти переходные описания обрабатывались в дальнейшем в пределах 2—3 близких формаций для более четкого определения их формационной принадлежности.

Следующий (основной) этап работы состоял в выявлении собственно однородных групп — ассоциаций в пределах формаций, с уточнением границ и полного объема последних. Опираясь на работы С. В. Викторова (1955) и его последователей (Бейдеман и др., 1962; Викторов и др., 1962; Акжигитова, 1982; Бахиев, 1985; Викторов, Чикишев, 1990, и др.) по индикационной геоботанике в пустынных и полупустынных регионах бывшего СССР за последние 40 лет, а также учитывая признание приори-

ТАБЛИЦА 1

Классификация растительности гидроморфных местообитаний дельты реки Амударьи

Климатип	Эдафотип	Ценотип	Формация	Ассоциация
Thermomesophyta	Potamophyta — пойменная растительность	Potamodendra — древесные тугаи	1. Populeta arianae — тополя арийского	1. Populus ariana+Elaeagnus turcomanica—Tamarix ramosissima+ Halimodendron halodendron—Mixteherbosa (*Aeluropus littoralis, Phragmites australis, Lepidium obtusum*) 2. Populus ariana—Tamarix ramosissima—Aeluropus littoralis 3. Populus ariana+P. pruinosa—Calamagrostis dubia—Glycyrrhiza glabra 4. Populus ariana—Tamarix ramosissima—Mixteherbosa (*Calamagrostis dubia, Alhagi pseudalhagi, Aeluropus littoralis*) 5. Populus ariana—Tamarix sp. sp.—Zygophyllum oxianum 6. Populus ariana—Tamarix ramosissima+T. elongata—Capparis herbacea—Ephemerosa
			2. Populeta pruinosae — тополя восточно-персидского	7. Populus pruinosa—Tamarix ramosissima—Mixteherbosa (*Calamagrostis dubia, Glycyrrhiza glabra, Phragmites australis, Aeluropus littiralis*)
			3. Saliceta songaricae — ивы джунгарской	8. Salix songarica—Mixteherbosa 9. Salix songarica+Populus pruinosa+Elaeagnus angustifolia
			4. Elaeagneta angustifoliae — лоха длиннолистного	10. Elaeagnus angustifolia+Populus ariana—Tamarix ramosissima—Mixteherbosa (*Phragmites australis, Glycyrrhiza glabra, Calamagrostis dubia*)
			5. Elaeagneta turcomanicae — лоха туркменского	11. Elaeagnus turcomanica—Tamarix ramosissima—Calamagrostis dubia 12. Elaeagnus turcomanica—Tamarix sp. sp.—Mixteherbosa (*Aeluropus littoralis, Phragmites australis, Calamagrostis dubia*)
		Potamothamna — кустарниковые тугаи	6. Tamariceta ramosissimae — гребенщика пятитычинкового	13. Tamarix ramosissima—Calamagrostis dubia+Phragmites australis 14. Tamarix ramosissima—Phragmites australis 15. Tamarix ramosissima—Alhagi pseudalhagi+Karelinia caspia 16. Tamarix ramosissima+Lycium ruthenicum+Halostachys caspica—Mixteherbosa 17. Tamarix ramosissima+Halimodendron halodendron 18. Tamarix ramosissima—Capparis herbacea+Zygophyllum sp. sp.

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Климатип	Эдафотип	Ценотип	Формация	Ассоциация
			7. Tamariceta hispidae— гребенщика щетинистоволосистого	19. Tamarix hispida+Halostachys caspica—Mixteherbosa (*Karelinia caspia, Phragmites australis, Aeluropus littoralis*) 20. Tamarix hispida—Aeluropus littoralis—Karelinia caspia
			8. Halimodendreta halodendrii — чингила серебристого	21. Halimodendron halodendron—Mixteherbosa (*Calamagrostis dubia, Leymus multicaulis, Phragmites australis, Aeluropus littoralis*)
		Potamopoia — травянные тугаи	9. Calamagrostideta dubiae — вейника сомнительного	22. Calamagrostis dubia—Mixteherbosa
			10. Phragmiteta australiae — тростника южного	23. Phragmites australis 24. Phragmites australis—Salsopoiosa—Ephemerosa 25. Phragmites australis—Alhagi pseudalhagi—Mixteherbosa (*Karelinia caspia, Aeluropus littoralis*)
			11. Alhageta pseudalhagi — верблюжьей колючки ложной	26. Alhagi pseudalhagi—Phragmites australis 27. Alhagi pseudalhagi—Aeluropus littoralis с участием кустарников (*Tamarix ramosissima, Halimodendron halodendron, Lycium ruthenicum, Halostachys caspica*) 28. Alhagi pseudalhagi+Karelinia caspia
			12. Glycyrrhizeta glabrae — солодки голой	29. Glycyrrhiza glabra—Tamarix sp. sp. (*Tamarix ramosissima, T. bungei*) 30. Glycyrrhiza glabra+Karelinia caspia—Mixteherbosa с участием *Halostachys caspica* 31. Glycyrrhiza glabra—Phragmites australis—Mixteherbosa (*Trachomitum scabrum, Limonium otolepis, Aeluropus littoralis*) с участием *Halimodendron halodendron* 32. Glycyrrhiza glabra—Mixteherbosa (*Aeluropus littoralis, Calamagrostis dubia*) с участием *Elaeagnus turcomanica*
			13. Karelinieta caspiae — карелинии каспийской	33. Karelinia caspia—Mixteherbosa (*Aeluropus littoralis, Alhagi pseudalhagi, Limonium otolepis*)

Климатип	Эдафотип	Ценотип	Формация	Ассоциация
Thermoeuxerophyta	Halophyta — растительность солончаковых пустынь	Halothamna — кустарниковая эвксерофильная растительность солончаковых пустынь	14. Halostachydeta caspicae — соляноколосника каспийского	34. Halostachys caspica—Phragmites australis+Karelinia caspia 35. Halostachys caspica+Tamarix ramosissima—Aeluropus littoralis—Limonium otolepis 36. Halostachys caspica+Tamarix hispida—Aeluropus littoralis+Mixteherbosa 37. Halostachys caspica+Tamarix ramosissima+T. hispida—Climacoptera lanata+Senecio subdentatus 38. Halostachys caspica—Salsola dendroides 39. Halostachys caspica—Haloxylon aphyllum—Salsola nitraria
		Halohemitamnisca — эвксерофильная полукустарничковая растительность солончаковых пустынь	15. Salsoleta dendroidis — солянки древовидной	40. Salsola dendroides 41. Salsola dendroides+Alhagi pseudalhagi—Salsopoiosa (*Salsola foliosa*) 42. Salsola dendroides с участием *Halostachys caspica* 43. Salsola dendroides+Tamarix sp. sp.—Capparis herbacea+Mixteherbosa 44. Salsola dendroides—Anabasis aphylla
			16. Kalidieta caspici — поташника каспийского	45. Kalidium caspicum 46. Kalidium caspicum+Haloxylon aphyllum
			17. Halocnemeta strobilacei — сарсазана шишковатого	47. Halocnemum strobilaceum 48. Halocnemum strobilaceum—Suaeda salsa с участием *Kalidium caspicum*
			18. Anabasieta aphyllae — ежовника безлистного	49. Anabasis aphylla—Aellenia subaphylla—Ephemerosa 50. Anabasis aphylla+Salsola orientalis
		Halopoia — эвксерофильная травянистая растительность солончаковых пустынь	19. Salicornieta europaea — солероса европейского	51. Salicornia europaea—Suaeda salsa 52. Salicornia europaea
			20. Climacoptereta aralensis — климакоптеры шерстистой	53. Climacoptera aralensis—Pragmites australis 54. Climacoptera aralensis—Suaeda salsa
		Halodendra — древесная эвксерофильная растительность солончаковых пустынь	21. Haloxyleta aphyllae — саксаула черного	55. Haloxylon aphyllum 56. Haloxylon aphyllum—Halostachys caspica



Рис. 1. Анализ видового состава формации Anabasieta aphyllae по коэффициенту Съеренсена—Чекановского.

Классы коэффициентов сходства, %: *1* — 6—23; *2* — 24—40; *3* — 41—57; *4* — 58—74; *5* — 75—91. Цифры на сторонах квадрата — номера геоботанических описаний.

тета флористических критериев при разработке классификаций (на III Всесоюзном совещании по классификации растительности в г. Ленинграде в 1971 г.), мы применили флористический принцип для выделения более низких таксономических уровней категорий растительности. При этом был выбран метод ординации, дающий хорошие результаты при отражении экологических условий местообитаний и уточнении границ выделенных категорий растительности (Макаревич, 1971). В качестве определяющего градиента метода ординации был выбран коэффициент флористического сходства, рассчитываемый для 2 ближайших участков.

Наиболее простым и наглядным способом выделения ассоциаций при использовании этого метода является применение порядка расположения вычисленных коэффициентов сходства между 2 участками в диаграмме-матрице таким образом, чтобы высокие значения оказались максимально приближенными к диагонали. В этом случае группы-ассоциации выделяются в виде треугольников (квадратов — с учетом зеркального отображения) высоких значений (рис. 1). Построение диаграмм-матриц было впервые использовано И. Чекановским в 1913 г. и затем применено Т. Съеренсеном в 1948 г. для лесных насаждений (Грейг-Смит, 1967).

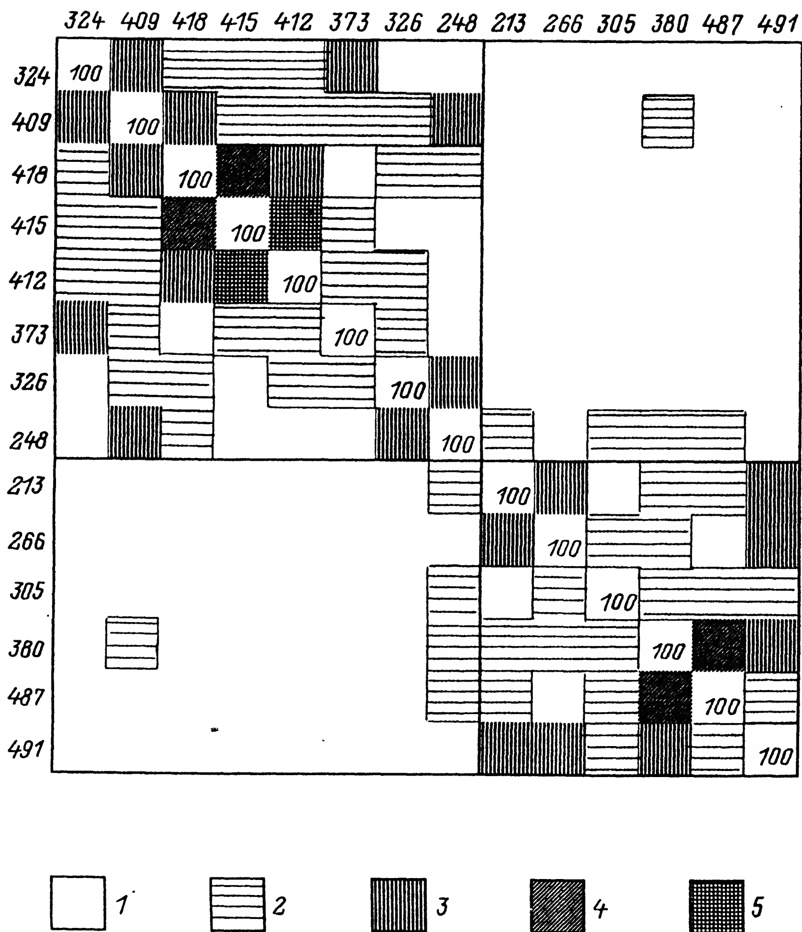


Рис. 2. Анализ видового состава формации Anabasieta aphyllae по коэффициенту сходства Жаккара.

Классы коэффициентов сходства, %: *1* — 2—18; *2* — 19—34; *3* — 35—50; *4* — 51—66; *5* — 67—82. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

В связи с тем что количество описаний в выделенных группах было неодинаково, а сами эти выборки достаточно малы (менее 60 участков), мы сочли возможным одновременное вычисление 2 достаточно близких коэффициентов сходства: Сьеренсена—Чекановского $\left(\frac{2c \cdot 100\%}{a+b}\right)$ и Жаккара $\left(\frac{c \cdot 100\%}{a+b-c}\right)$, поскольку считается, что при малой выборке коэффициенты Сьеренсена—Чекановского дают большую дифференциацию. При этом для каждой из выделенных первоначально групп-формаций были построены по 2 диаграммы-матрицы на основании вычисления соответствующих коэффициентов (рис. 1, 2). Анализ на основе 2 коэффициентов сходства был выполнен с целью контроля полученных результатов, а также для выявления преимуществ применения одного из них.

Поскольку работа по систематизации проводилась в период 1993—1994 гг. параллельно с созданием в лаборатории эколого-геоботанической базы данных, при выполнении классификации компьютерная обработка исходного материала была сделана лишь на этапе расчета матриц коэффициентов сходства. Полученные расчетные матрицы далее подготавливались к основному этапу перегруппировки. В результате этой подготовительной работы совокупность коэффициентов каждой матрицы

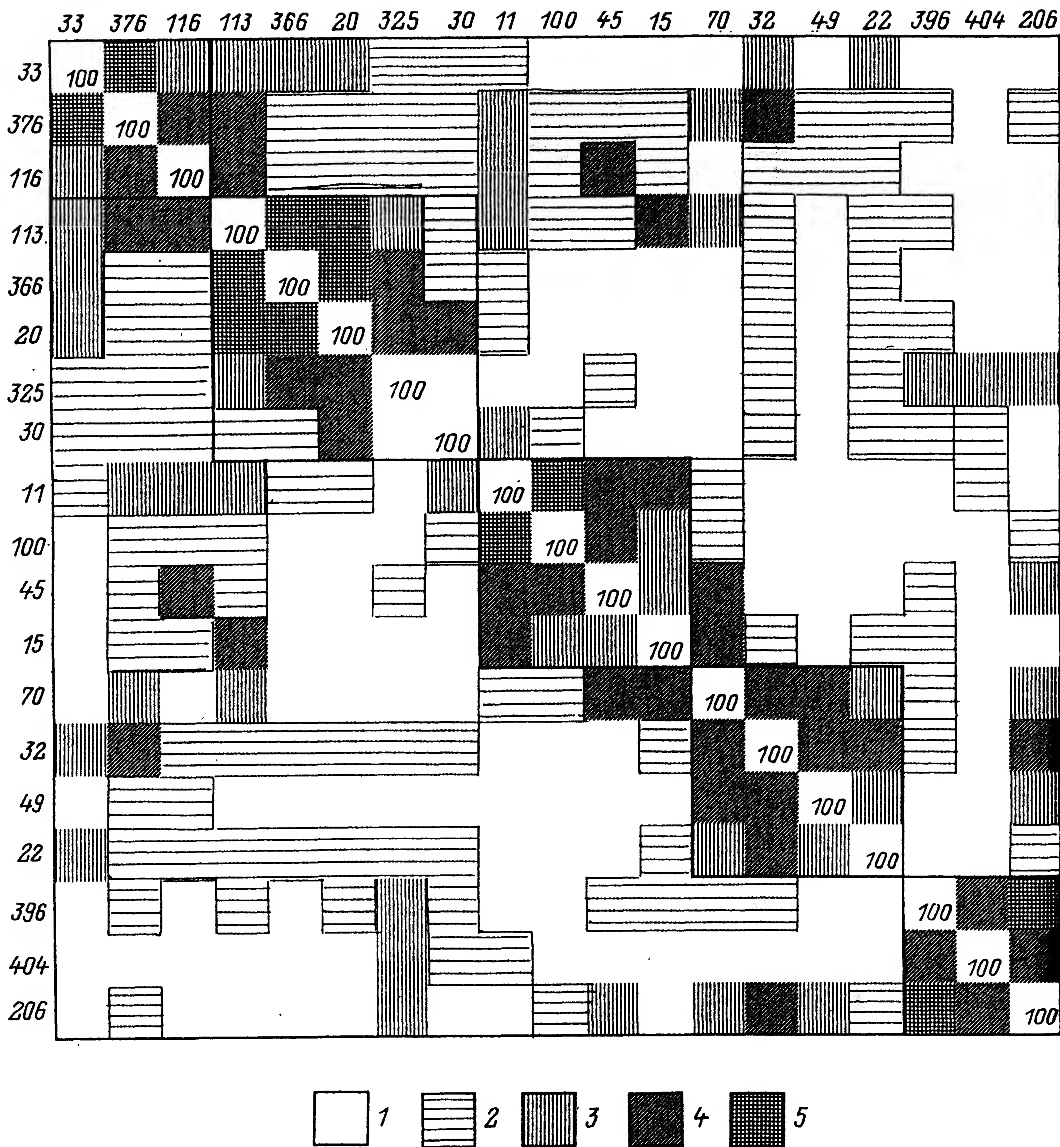


Рис. 3. Извлечение из итоговой диаграммы-матрицы формации Salsoleta dendroidis с разбиением на ассоциации (анализ на основании коэффициентов Съеренсена—Чекановского).

Классы коэффициентов сходства, %: *1* — 9—20; *2* — 21—32; *3* — 33—44; *4* — 45—56; *5* — 57—68. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

(отдельно по Жаккару и Съеренсену—Чекановскому) разбивалась на классы, количество которых (K) соответствовало формуле $K = 1 + 3.32 \lg n$ при $n < 100$, где n — число геоботанических описаний, а величина классов (L) определялась в зависимости от минимального (x_{min}) и максимального(x_{max}) значения вычисленных коэффициентов сходства: $L = (x_{max} - x_{min}) / K$ (Лакин, 1990). Вслед за установлением границ классов коэффициентов каждому из них присваивался цвет (или штриховка), причем наиболее интенсивный — наиболее высоким значениям коэффициентов сходства. Таким образом получали диаграмму-матрицу с произвольным распределением цветовых ячеек-граф по полю.

Основной и наиболее трудоемкий этап выделения наименьших таксономических единиц состоит в многократной перегруппировке цветовых ячеек-граф диаграммы-матрицы путем изменения их порядка по вертикали (столбцов) и по горизонтали (строк) по принципу максимального приближения коэффициентов высоких классов к диагонали матричной таблицы, так чтобы максимально высокие коэффициенты сходства находились рядом друг с другом, образуя треугольники высоких значений. По ядрам треугольников (квадратов) можно выделить ассоциации.

Рассмотренные трудности естественного характера, опыт предыдущего использования метода, наличие в исходном материале геоботанических описаний, выполненных разными авторами, а также желание максимально полного использования всего объема описаний позволили сделать допущение, что любое значение числа общих видов показывает некоторое сходство между участками. Для частичного устранения этого недостатка в ходе первоначальной перегруппировки диаграммы-матрицы на 1 угол (край) поля выносятся маловидовые участки (1—3 вида), чтобы они не искажали общую картину выделения основных ядер ассоциаций. При вторичных перегруппировках маловидовые участки объединяются в группы на основании только максимальных коэффициентов сходства (одновременно по столбцу и строке). Пример этому можно видеть на диаграмме-матрице формации Salsoleta dendroidis (рис. 3), где состав фитоценоза участка № 33 не превышает 3 видов высших растений. Возникающий при этом фон высоких коэффициентов по строке и столбцу (ввиду малого количества видов в описании) не учитывался в дальнейших построениях.

Одним из важнейших моментов этапа перегруппировки является процедура уточнения границ (объема) выделенной таксономической единицы. Наиболее наглядно это можно проследить на примере уточнения границ формации.

При выделении основных ядер ассоцаций участки, не имеющие в общем массиве (в формации) коэффициентов сходства выше первого класса, удаляются с поля диаграммы-матрицы и переносятся в другую группу-формацию, что можно видеть на примере описания № 15 (табл. 2).

Решение об отнесении описания неясной таксономической принадлежности к одной из формаций основывается на: 1) повышении значения коэффициента сходства (графы *5*, *11* в табл. 2) при переходе к предполагаемой формации; 2) увеличении значений классов коэффициентов сходства (графы *7*, *13* в табл. 2); 3) возрастании частоты встречаемости коэффициентов больших классов в диаграмме-матрице (графы *6*, *12* в табл. 2) предполагаемой формации, с учетом объемов исходной и конечной матриц.

Для сравнения к 6 геоботаническим описаниям неясной формационной принадлежности было добавлено близкое по ряду критериев описание № 82 (табл. 2). Его положение в формации Alhageta pseudalhagi, определенное по доминанту-эдификатору, полностью соответствует и флористическому критерию. Сравнительный анализ коэффициентов сходства в диаграммах-матрицах авторской и предполагаемой формации показал, что для описания № 82 значения максимальных коэффициентов сходства выше в формации Alhageta pseudalhagi по сравнению с Salsoleta dendroidis (45.5 > 28.5), а встречаемость высоких коэффициентов (графы *6*, *12* в табл. 2) в дочерней (авторской) формации с учетом величины обоих массивов описаний (графы *3*, *9* в табл. 2) в 1.5 раза выше, даже при приблизительно равных значениях количества классов коэффициентов. В то же время для геоботанических описаний № 15, 49, 32, 265, 281, 328 (табл. 2) значения максимальных коэффициентов сходства (графы *5*, *11*), величины классов коэффициентов (графы *7*, *13*) и их встречаемость (графы *6*, *12*) увеличиваются при перегруппировке этих описаний из авторских формаций.

Необходимо однако заметить, что уточнение границ формаций по описанной методике не изменяет суть эколого-морфологического принципа, по которому они были выделены, а лишь устраняет систематические ошибки, допущенные либо авторами описаний на местности, либо издателями при воспроизведении материалов в печати. Это можно видеть при детальном анализе флористического состава и обилия

ТАБЛИЦА 2

Сводная таблица сравнения основных показателей диаграмм-матриц для описаний неясной таксономической принадлежности (на примере вычисления коэффициентов Съеренсена—Чекановского)

№ геоботанического описания	Формация авторская					
	название формации	общее число описаний матрицы	общее число классов матрицы	максимальные коэффициенты матрицы	коэффициенты выше первого класса	
					число коэффициентов	классы коэффициентов
1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*
15	Tamariceta hispidae	20	5	10.0	Нет	Нет
49	Alhageta pseudalhagi	45	6	18.8	2	2
32	Alhageta pseudalhagi	45	6	28.6	10	2
265	Alhageta pseudalhagi	45	6	42.9	22	2, 3
281	Alhageta pseudalhagi	45	6	60.0	27	2, 3
328	Alhageta pseudalhagi	45	6	75.0	41	2, 3, 4, 5
82	Alhageta pseudalhagi	45	6	45.5	29	2, 3, 4

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

№ геоботанического описания	Формация синтетической классификации					
	название формации	общее число описаний матрицы	общее число классов матрицы	максимальные коэффициенты матрицы	коэффициенты выше первого класса	
					число коэффициентов	классы коэффициентов
1	*8*	*9*	*10*	*11*	*12*	*13*
15	Salsoleta dendroidis	23	5	53.33	11	2, 3, 4
49	Salsoleta dendroidis	23	5	50.0	7	2, 3, 4
32	Salsoleta dendroidis	23	5	50.0	18	2, 3, 4
265	Tamariceta ramosissimae	48	6	75.0	43	2, 3, 4, 5
281	Tamariceta ramosissimae	48	6	69.2	43	2, 3, 4, 5
328	Tamariceta ramosissimae	48	6	90.9	45	2, 3, 4, 5, 6
82	Alhageta pseudalhagi	23	5	28.5	10	2, 3

(табл. 3), а также особенностей местообитаний ранее рассмотренных геоботанических описаний неясной таксономической принадлежности (табл. 2). Так, описание № 15 от 22 мая 1952 г., выполненное З. А. Майлун (табл. 3), было отнесено ею к формации Tamariceta hispidae, вероятно, на основании высоты гребенщика. Совершенно случайно, по-видимому в результате опечатки, было отнесено к формации Alhageta pseudalhagi описание № 265 от 20 июня 1977 г., выполненное А. Бахиевым (табл. 3). При строгом следовании эколого-морфологическому принципу на этапе разделения массива описаний на группы-формации участки № 281, 328 и 32, выполненные А. Бахиевым и Р. С. Верник, также можно было бы отнести к формациям Tamariceta ramosissimae и Salsoleta dendroidis соответственно (табл. 3). При рассмотрении геоботанического описания № 49 возникающие естественные трудности, связанные с определением эдификаторной роли 2 видов, хорошо решаются при

ТАБЛИЦА 3

Флористический состав и обилие растений отдельных участков, выбранных в качестве примера

Виды растений	№ описаний						
	15	49	32	265	281	328	82
Кустарники							
Halimodendron halodendron					sol		
Tamarix hisida	sp$_3$(1.2)						
T. ramosissima				cop$_3$	cop$_1$	cop$_1$	
Полукустарнички							
Capparis herbacea	sp$_2$(0.35–0.4)						
Salsola dendroides	cop$_1$(0.7–0.8)	sp$_1$(0.6–0.7)	cop$_1$(0.6–0.7)				sp$_2$
Травы многолетние							
Aeluropus littoralis							sp$_3$
Alhagi pseudalhagi		sp$_3$(0.45)	sp$_3$(0.45)		cop$_3$	cop$_3$	cop$_2$
Karelinia caspia					sp$_1$	sol	sp$_2$
Lactuca tatarica					sp$_1$		
Lepidium obtusum					sp$_1$		
Leymus multicaulis					sp$_3$		
Limonium otolepis							sp$_2$
Phragmites australis				sol	sp$_1$	sp$_1$	
Sphaerophysa salsula							sol
Zygophyllum fabago	sp$_1$(0.4–0.5)						
Z. oxianum				cop$_1$			
Травы однолетние							
Atriplex dimorphostegia		sp$_3$(0.25)					
Climacoptera lanata	sp$_1$(0.15–0.2)	sp$_3$(0.2)					
C. turcomanica							
Eremopyrum orientale		sol(0.1)					
Girgensonia oppositifolia	sp$_1$(0.25)						
Heterocaryum rigidum		sol(0.2)					
Isatis violascens		sol(0.3)					
Kochia scoparia					sol		
Pachypteridium multicaule	sp$_1$(0.2)						
Polygonum aviculare	sp$_3$(0.15)	sol(0.1)	sp$_2$(0.1)				
Salsola foliosa	sp$_3$(0.3)						
S. nitraria		sp$_1$(0.25)					
S. paulsenii		sp$_1$(0.2)					sp$_1$
Strigosella brevipes		sp$_1$(0.15)					
Suaeda microsperma		sol(0.18)	cop$_2$(0.18)				
S. salsa						sp$_1$	
Лианы							
Cynanchum sibiricum				sp$_1$	sol		

Примечание. Цифры в скобках — высота растения, м; авторы описаний: З. А. Майлун — № 15; Р. С. Верник — № 49, 32; О. Н. Бондаренко — № 82; А. Бахиев — № 265, 281, 328 (Верник и др., 1964; Бахиев, 1985).

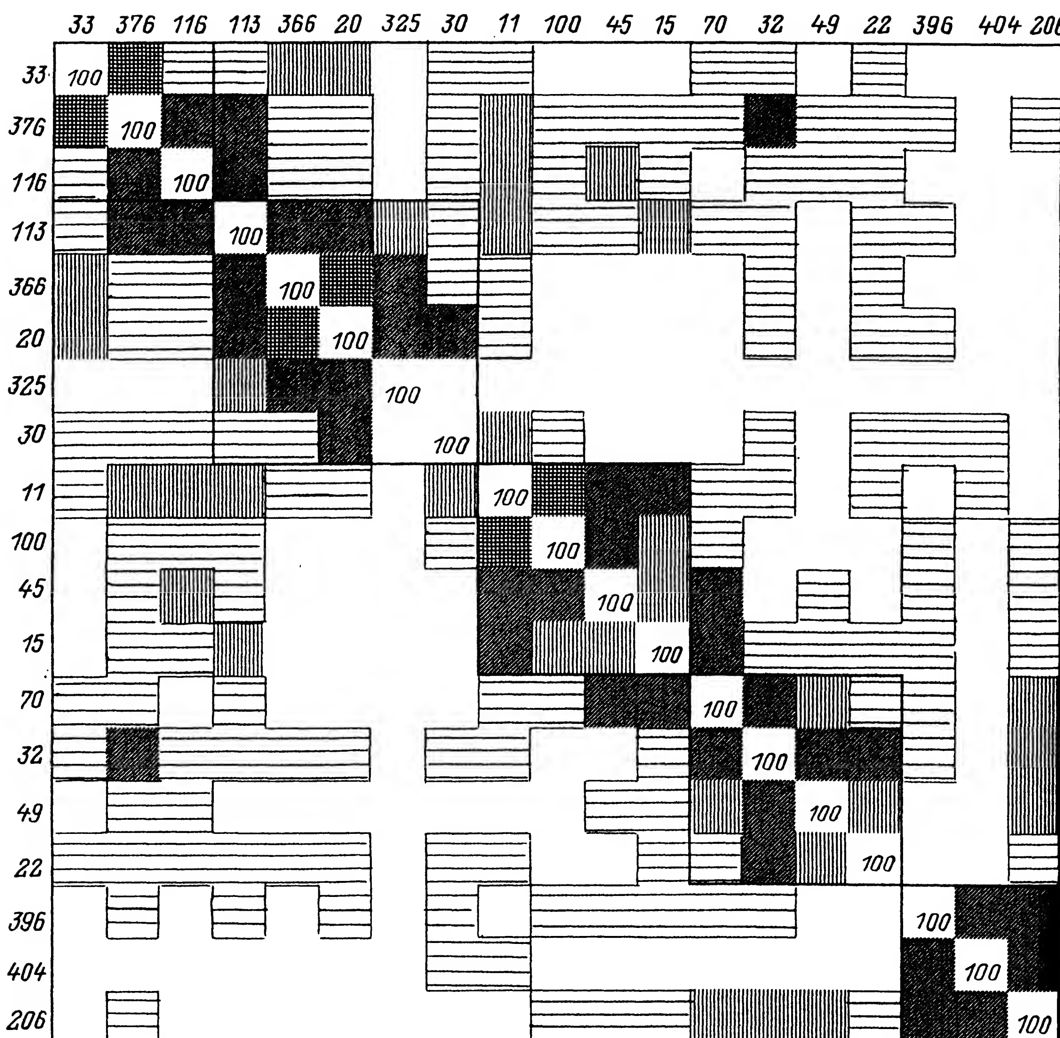


Рис. 4. Извлечение из итоговой диаграммы-матрицы формации Salsoleta dendroidis с разбиением на ассоциации (анализ на основании коэффициентов сходства Жаккара).

Классы коэффициентов сходства, %: *1* — 0—10; *2* — 11—20; *3* — 21—30; *4* — 31—40; *5* — 41—50. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

использовании сводной таблицы сравнения основных показателей диаграмм-матриц (табл. 2).

Методика перегруппировки граф в диаграмме-матрице абсолютно идентична для массивов, рассчитываемых как по коэффициентам сходства Съеренсена—Чекановского, так и по Жаккару. Она также применялась для уточнения границ выделенных ассоциаций.

Выполненная таким образом систематизация позволила выявить в растительности тугайных и солончаковых местообитаний 21 формацию и 56 ассоциаций (табл. 1). Естественный и объективный характер этих ассоциаций подтверждается не только

общим составом доминантов-эдификаторов растительных сообществ, но и их флористическим сходством в целом, однотипным ярусным строением, спецификой состава жизненных форм, а также чрезвычайной однородностью их условий местообитаний, которые в дельте Амударьи наиболее дифференцированны в соответствии с изменением 2 основных лимитирующих факторов: глубины залегания грунтовых вод и засолением почвенного профиля. В соответствии с величиной исходного фактического материала, различной долей сообществ в сложении растительного покрова, а также антропогенной нарушенностью местообитаний не все формации имеют одинаковую детальность выделения ассоциаций. Состав таких формаций, как Populeta pruinosae, Saliceta songaricae, Elaeagneta angustifoliae, Elaeagneta turcomanicae, имеющих наименьшее распространение в дельте Амударьи, может быть в дальнейшем уточнен. В то же время при анализе диаграмм-матриц формаций Tamariceta hispidae, Halimodendreta halodendrii, Karelinieta caspicae не выявлено достаточной дифференциации в их массивах, что, по-видимому, связано с сильной антропогенной нарушенностью местообитаний этих сообществ. Близкие и аналогичные многим из выделенных ассоциаций можно встретить также в более ранних работах по Средней Азии (Родин, 1963; Верник и др., 1964; Акжигитова, 1982; Бахиев, 1985, и др.).

В нашей стране использование метода ординаций с построением диаграмм-матриц, несмотря на свою естественность и информативность, не получило пока широкого распространения в связи с большой трудоемкостью процесса на этапах расчета коэффициентов сходства и особенно их перегруппировки (Василевич, 1969). Однако в настоящее время при помощи компьютерной техники хотя бы на одном из этих этапов (как в нашем случае) или на 2 (при работе с более специализированными программами «Excel for Windows 4.0», «Statistica for Windows 4.5», способными также легко выполнять процесс перегруппировки) открываются новые возможности использования и интерпретации подобной систематизации.

К положительным особенностям метода построения диаграмм-матриц (при диагональном расположении высоких значений) следует отнести четкую закономерность в распределении однородных групп сообществ, в данном случае ассоциаций, в соответствии с изменением ведущих факторов среды (рис. 3). 5 выделенных сверху вниз ассоциаций на диаграмме-матрице Salsoleta dendroidis (рис. 3) соответствуют порядку их названий в таблице классификации (табл. 1), а также направлению их сукцессионных преобразований. Таким образом, при достаточном количестве геоботанических описаний исходной выборки сгруппированная матрица представляет собой на заключительном этапе ту же схему эпиформации с эволюционным рядом эпиассоциаций, предложенную В. Б. Сочавой (1972, 1979), в которой намечены основные динамические состояния компонентов ассоциации-эпиассоциации.

Кроме того, увеличение анализируемой выборки (количества геоботанических описаний) способствует более полному разграничению динамических состояний внутри выделенных ассоциаций, не приводя к значительному увеличению их числа (рис. 3; табл. 1).

Анализ диаграмм-матриц, выполненных по двум разным коэффициентам сходства, показал очень большое совпадение результатов (рис. 1—4). Однако бо́льшую наглядность при выделении ассоциаций дали диаграммы-матрицы, вычисленные на основании коэффициентов Жаккара (рис. 2, 4). Перегруппировка диаграмм-матриц на основании коэффициентов Съеренсена—Чекановского дает хорошие результаты для выделения стадий или вариантов ассоциаций.

Использование предварительного критерия отбора, а также программного обеспечения на стадиях расчета и перегруппировки диаграмм-матриц снимает ограничения размеров анализируемого материала.

Выполненная таким образом на примере дельты Амударьи классификация растительности позволяет значительно упростить и облегчить трудоемкий процесс систематизации растительных сообществ.

При использовании всего массива геоботанических описаний, включая участки с

переходным характером растительности, решается проблема массовой выбраковки полевого материала (по принципу технического отбора пробных площадей), встающая при флористической классификации (основанной на концепции дискретности растительного покрова), поскольку каждое геоботаническое описание важно для характеристики растительного покрова, выявления его динамических связей, характера антропогенных преобразований, а также для решения прикладных задач геоботаники и смежных отраслей науки и производства: картографирования, фито- и гидромелиорации, рекреации, водного и лесного хозяйства и др.

Глубокую благодарность автор выражает Г. Ю. Трофимовой за помощь в статистическом расчете матриц коэффициентов сходства для групп геоботанических описаний, полученных в ходе предварительного отбора на первом этапе, который был выполнен ею для IBM 386 PC/AT в программе «d Base III Plus».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Классификация растительности. Л., 1969. 275 с.

Акжигитова Н. И. Галофильная растительность Средней Азии. Ташкент, 1982. 190 с.

Бахиев А. Экология и смена растительных сообществ низовьев Амударьи. Ташкент, 1985. 192 с.

Бейдеман И. Н., Беспалова З. Г., Рахманина А. Т. Эколого-геоботанические и агромелиоративные исследования в Куро-Араксинской низменности Закавказья. М.—Л., 1962. 464 с.

Боч М. С., Мазинг В. В. Экосистемы болот СССР. Л., 1979. 188 с.

Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л. 1969. 232 с.

Верник Р. С., Майлун З. А., Момотов И. Ф. Растительность низовьев Амударьи и пути ее рационального использования. Ташкент, 1964. 212 с.

Викторов С. В. Использование геоботанического метода при геологических и гидрогеологических исследованиях. М., 1955. 199 с.

Викторов С. В., Востокова Е.А., Вышивкин Д. Д. Введение в индикационную геоботанику. М., 1962. 227 с.

Викторов С. В., Чикишев А. Г. Ландшафтная индикация и ее практическое применение. М., 1990. 200 с.

Грейг-Смит П. Количественная экология растений. М., 1967. 358 с.

Грибова С. А., Исаченко Т. И. Картирование растительности в съемочных масштабах // Полевая геоботаника. Т. IV. Л., 1972. С. 137—309.

Закиров К. З., Закиров П. К. Принципы и номенклатура типологии растительности // Узбекский биол. журн. 1969. № 5. С. 34—41.

Закиров К. З., Закиров П. К. Опыт типологии растительности земного шара на примере Средней Азии. Ташкент, 1978. 56 с.

Залетаев В. С. Экологически дестабилизированная среда: Экосистемы аридных зон в изменяющемся гидрологическом режиме. М., 1989. 148 с.

Кац Н. Я. Типы болот СССР и Западной Европы и их географическое распространение. М., 1948. 320 с.

Лавренко Е. М. Степи СССР // Растительность СССР. М.—Л., 1940. Т. 2. С. 1—260.

Лакин Г. Ф. Биометрия. М., 1990. 352 с.

Майлун З. А. Тугайная растительность // Растительный покров Узбекистана. Ташкент, 1973. Т. 2. С. 303—375.

Макаревич В. Н. Применение метода Чекановского при первичной обработке геоботанических описаний // Методы выделения растительных ассоциаций. Л., 1971. С. 125—140.

Новикова Н. М. Динамика растительности дельтовых равнин аридных районов вследствие антропогенного преобразования речного стока // Биогеографические аспекты опустынивания. М., 1985. С. 31—40.

Новикова Н. М., Трофимова Г. Ю. Системы баз данных экологической направленности для дельт рек аридных территорий Средней Азии // Проблемы освоения пустынь. 1994. № 2. С. 68—71.

Родин Л. Е. Растительность пустынь Западной Туркмении. М.—Л., 1963. 309 с.

Сочава В. Б. Классификация растительности как иерархия динамических смен // Геоботаническое картографирование. 1972. Л., 1972. С. 3—18.

Сочава В. Б. Растительный покров на тематических картах. Новосибирск, 1979. 189 с.

Трешкин С. Е. Структура и динамика древесно-кустарниковых сообществ тугайных лесов

низовьев Амударьи в связи с антропогенным воздействием: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1990. 24 с.

Трешкин С. Е., Кузьмина Ж. В. Современное состояние пойменных лесных экосистем рек Амударьи и Сумбара в связи с антропогенным воздействием // Проблемы освоения пустынь. 1993. № 2. С. 14—19.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 509 с.

Шенников А. П. Луговая растительность СССР // Растительность СССР. Л., 1938. Т. 1. С. 1—622.

Zaletaev V. S., Novikova N. M. Changes in biota of the Aral Region as a result of anthropogenic impacts between 1950 and 1990 // Geojornal. 1995. Vol. 35. N 1. P. 23—27.

Институт водных проблем РАН
Москва

Получено 12 V 1995

SUMMARY

On the basis of ecological-geobotanical database, the synthetic ecological-dynamic classification of delta vegetation of the Amudarya river has been worked out. The emphasis has been made on the taxanomic units of middle (formation) and lower (association) ranks when specifying their boundaries using ecological, morphological and floristic principles and ordination method. The classification is not limited by the amount of analysed material, it doesn't need preliminary selection. The proposed classification is simple and obvious. The objectivenity of the received results is supported not only by ecological-floristic, but also by ecological and dynamic characters of similarity of phytocoenoses.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.998.2(479)

© Н. Н. Портениер

НОВЫЙ ВИД РОДА *CARDUUS* (*ASTERACEAE*) С КАВКАЗА И ЕГО ФИТОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ

N. N. PORTENIER. A NEW SPECIES OF THE GENUS *CARDUUS* (*ASTERACEAE*) FROM THE CAUCASUS AND ITS PHYTOGEOGRAPHICAL RELATIONS

Приведено описание нового вида *Carduus novorossicus* из Северо-Западного Закавказья. Рассматриваются фитогеографические связи видов ser. *Candicantes*.

Carduus novorossicus Portenier sp. nov. (ser. *Candicantes* Kazmi). — Planta biennis vel perennis (?), ca. 60—90 cm alta. Caulis sulcatus, anguste alatus, erectus, superne (interdum a basi) pauciramosus, ramis plerumque 2—5, in parte inferiore leviter vel plus minusve dense arachnoideus, pilis multicellularibus longis sparsis tectus, in dimidio superiore dense arachnoideus vel tomentosus. Folia caulina inferiora et media ca. 5—15 cm longa et 2—5 cm lata, subpinnatisecta vel pinnatipartita, interdum pinnatifida, lobata, lobis plerumque 4—8 jugis, supra leviter vel plus minusve dense arachnoidea vel sublanata, pilis brevibus sparsis, subtus dense albido- vel griseolo-tomentosa, ad nervum medium plerumque pilis multicellularibus longis vestita; spinae ad apices loborum 1—3.5 mm longae. Calathidia solitaria longe pedunculata. Pedunculi ca. 5—20 cm longi, dense tomentosi, foliolis parvis decurrentibus, solitariis, in parte superiore plerumque nullis. Calathidia ovoidea vel ovoideo-globosa, ca. 2—3 cm longa et 1.5—2.5 cm lata. Involucri imbricati dense vel haud dense arachnoidei phylla (fig. 1) exteriora mediis breviora plerumque adpressa, media interioribus breviora, adpressa vel patula, 11—15 mm longa, in dimidio inferiore ca. 1.5 mm lata, a medio vel supra medium in apiculum angustum ca. 0.3—0.4 mm latum attenuata, apice in spinulam ca. 0.5—1.1 mm longam, sensim abeuntia, nervo medio in dimidio superiore vel vix infra medium bene distincto, intima ca. 15—18(20) mm longa, apice sensim acutata, plerumque mucronulata, erecta, patula vel apice reflexa, altera lineari-lanceolata angusta ca. 1—1.5 mm lata in parte superiore nervo medio uno distincto, altera lanceolata ca. 2.5 mm lata in parte superiore trinervia. Corolla purpurea vel rosea (in vivo non vidi), ca. 18—21(23) mm longa, in lacinias ca. 6.5—8.5(9.5) mm longas inaequisecta. Achaenia 3—4(4.5) mm longa. Pappus ca. 13—15(17) mm, longus, albidus.

Typus: Prov. Krasnodar, distr. Gelendzhik, cursus superior fl. Papaj (affluentiae fl. Pshada), 18—20 km ad septentriones a pago Pshada; declive australe montis Papaj; in silvis raris (junipereto cum steppa montana). № 2199, 12 VI 1989, D. V. Geltman, A. P. Dolmatova, V. I. Dorofeev et al. (LE).

Affinitas. A specie *C. collinus* Waldst. et Kit. involucro arachnoideo et phyllis eius mediis in apiculum angustum longius attenuatis imprimis differt.

Area geographica. Transcaucasia Boreali-Occidentalis (fig. 2).

Carduus novorossicus Portenier — Чертополох новороссийский. Растение двулетнее или многолетнее (?), около 60—90 см выс. Стебель прямостоячий, узкокрылатый, бороздчатый, в верхней части (иногда от основания) ветвистый, обычно с немногими (2—5) ветвями; внизу слегка или более или менее густо паутинистый с рассеянными

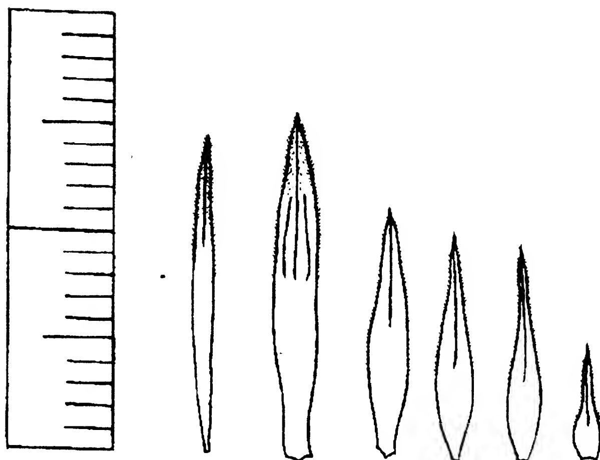


Рис. 1. Листочки обертки *Carduus novorossicus*.

длинными многоклеточными волосками, в верхней половине густо паутинисто, или войлочно опушенный. Нижние и средние стеблевые листья около 5—15 см дл. и 2—5 см шир., почти перисторассеченные или перистораздельные, иногда перистонадрезные, обычно с 4—8 парами лопастей; сверху слегка либо более или менее густо паутинистые, либо почти шерстистые, с рассеянными короткими волосками; снизу густо беловато- или серовато-войлочные, обычно с длинными многоклеточными волосками по средней жилке; колючки на концах лопастей 1—3.5 мм дл. Корзинки одиночные на длинных цветоносах. Цветоносы около 5—20 см дл., густо войлочно опушенные с единичными мелкими низбегающими листочками, в верхней части обычно без них. Корзинки яйцевидные или яйцевидно-шаровидные, около 2—3 см дл. и 1.5—2.5 см шир. Обертка черепитчатая, густо или слегка паутинистая; наружные листочки обертки (рис. 1) короче средних, обычно прижатые; средние листочки обертки короче внутренних, прижатые или слегка отклоненные, 11—15 мм дл. и около 1.5 мм шир. в нижней половине, от середины или выше оттянуты в узкое, около 0.3—0.4 мм шир. окончание, на верхушке постепенно переходящее в колючечку (около 0.5—1.1 мм дл.); средняя жилка хорошо выражена в верхней половине или немного ниже; самые внутренние листочки обертки около 15—18(20) мм дл., к верху постепенно заостренные, обычно с маленьким остроконечием на верхушке, прямые, отклоненные или с загнутой назад верхушкой, одни узкие, линейно-ланцетные, около 1—1.5 мм шир., с 1 средней жилкой в верхней части, другие ланцетные, около 2.5 мм шир., с 3 жилками в верхней части. Венчик пурпурный или розовый (в живом состоянии не видел), около 18—21(23) мм дл., на доли (около 6.5—8.5(9.5) мм дл.) рассеченный неодинаково глубоко. Семянки 3—4(4.5) мм дл. Паппус беловатый, около 13—15(17) мм дл.

Тип: Краснодарский край, Геленджикский р-н, верховья р. Папай (приток р. Пшады), в 18—20 км к северу от пос. Пшада; южный склон горы Папай; можжевеловые редколесья с нагорной степью. № 2199. 12 VI 1989, Д. В. Гельтман, А. П. Долматова, В. И. Дорофеев и др. (LE).

Родство. От *C. collinus* отличается прежде всего паутинисто опушенной оберткой и более длинно оттянутой верхушкой средних листочков обертки.

Ареал. Сев.-Зап. Закавказье (рис. 2).

Границы между секциями и рядами в роде *Carduus* весьма условны и не могут считаться устоявшимися. Ряд *Candicantes* секции *Carduastrum* Tamamsch. не является в этом отношении исключением. Согласно S. Kazmi (1964) он содержит 10 видов,

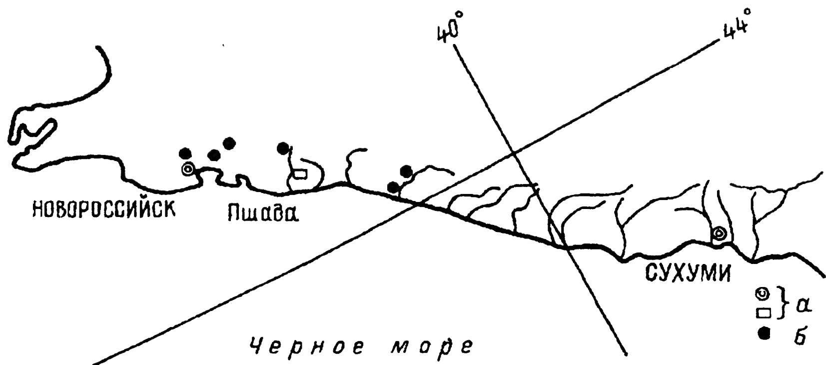


Рис. 2. Местонахождения *Carduus novorossicus*, известные по материалам Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE).

а — населенные пункты, *б* — местонахождения.

4 из которых имеют по 2 подвида (кроме того, более 15 видов по тем или иным причинам сведены в синонимы); для Кавказа им указано 4 вида (относительно *C. nervosus* C. Koch более правильной представляется точка зрения С. Г. Тамамшян (1963), включавшей его в секцию *Homalolepidoti* Koch; вероятно, этот вид представляет собой переходную форму между типовой секцией и секцией *Homalolepidoti*).

От кавказских представителей ряда (*C. adpressus* C. A. Mey., *C. laciniatus* Ledeb. и *C. seminudus* Bieb. ex Willd.) *C. novorossicus* довольно хорошо обособлен, а гербарные материалы этого вида определялись ранее обычно как *C. pseudocollinus* (Schmalh.) Klok. (ser. *Nigrescentes* Kazmi). Видовая самостоятельность *C. pseudocollinus* многими систематиками не признается. Kazmi (1964), а вслед за ним P. H. Davis (1975), J. do A. Franco, M. Afonso (1976), Д. В. Гельтман (1994) включают его в *C. hamulosus* Ehrh. s. str. в качестве синонима. На мой взгляд, *C. pseudocollinus* можно рассматривать по крайней мере как микровид *C. hamulosus* aggr. *C. pseudocollinus* отличается от *C. hamulosus* s. str. не только общим габитусом, формой листьев, но и в среднем более мелкими корзинками и соответственно более короткими и менее длинно оттянутыми листочками обертки, причем средние листочки обертки, обычно торчащие назад, не загнутые; в своем распространении он приурочен в основном к южной части ареала *C. hamulosus* aggr., в Северо-Западном Закавказье встречается наряду с *C. hamulosus* s. str.

C. pseudocollinus сближается также с *C. collinus* Waldst. et Kit. aggr., но отождествлять их, как это предлагает З. С. Горлачева (1987), скорее всего, не следует. Вероятно, *C. pseudocollinus* представляет собой переходную форму между *C. collinus* aggr. и *C. hamulosus* aggr., но гораздо более близкую к последнему, в качестве разновидности которого он и был первоначально описан (*C. hamulosus* var. *pseudocollinus* Schmalh.). Более или менее хорошими отличительными признаками между этими видами являются: характер опушения нижней стороны листьев, форма и размеры листочков обертки. У *C. collinus* и *C. novorossicus* листья снизу обычно густо серовато- или беловато-войлочные, средние листочки обертки более короткие и верхушки их коротко оттянуты, тогда как у *C. pseudocollinus* средние листочки обертки длиннее и верхушки их более длинно оттянуты, а листья снизу опушены, иногда довольно густо, длинными многоклеточными волосками (но часто присутствует, особенно в первой половине вегетации, паутинистое, а иногда и тонкое войлочное опушение).

Современный ареал ser. *Candicantes* в указанном выше объеме простирается от Карпат и Южных Апеннин до Каракумов, Южной Турции и Северного Ирана включительно, охватывая таким образом провинции 3 областей Бореального и Древнесредиземноморского флористических подцарств (объем и название фитохорионов

указываются по монографиям А. Л. Тахтаджяна (1978; Takhtajan, 1986)), что в свою очередь может свидетельствовать о некоторой неестественности, разнородности данного ряда. Ирано-туранским в этой серии является лишь *C. seminudus*, который довольно хорошо обособлен от других видов ряда, хотя весьма близок к *C. adpressus*, а по форме и размерам листочков обертки несколько сближается с ирано-туранским *C. cinereus* Bieb., являющимся представителем сугубо древнесредиземноморской, преимущественно ирано-туранской, секции *Homalolepidoti*.

Весьма обособленное место в серии занимают *C. adpressus* и *C. laciniatus*. По морфологическим признакам и характеру занимаемых местообитаний они и очень сходные с ними горные центральноевропейско-иллирийские представители этого же ряда *C. kerneri* Simonk. s. l. и *C. carduelis* (L.) Gren. s. l. более близки не к *C. candicans* Waldst. et Kit. s. l. и *C. collinus* s. l., а к видам ser. *Defloratus* Kazmi, с которыми они и составляют единую естественную флорогенетическую группу видов, населяющих преимущественно субальпийский пояс гор Атлантическо-Европейской (Пиренеи), Центральноевропейской, Иллирийской, Эвксинской и Кавказской провинций; при этом центром разнообразия, а возможно и центром происхождения, несомненно являются горы Центральной Европы. Кавказ является восточной периферией ареала этой группы видов. Для Гирканской провинции не отмечены ни *C. adpressus* и *C. laciniatus*, ни близкие им виды. Можно предположить, что их древнесредиземноморский предок обитал на Кавказе уже в конце плиоцена, но тогда трудно объяснить отсутствие видов этой группы в Крыму и Гирканской провинции, незначительную обособленность кавказских видов от европейских, весьма малое по сравнению с европейским, расовое и видовое разнообразие этой группы на Кавказе. Более вероятной представляется плейстоценовая миграция предкового вида с Балканского п-ова через Понтийские горы на Кавказ, когда в ледниковые эпохи субальпийские растения спускались в нижележащие пояса и получали возможность более широкого расселения, и последующее формирование на территории нынешних Эвксинской и Кавказской провинций *C. adpressus* и *C. laciniatus*.

Оставшиеся виды данного ряда образуют более или менее четко обособленную, довольно гомогенную группу, в которой в свою очередь можно различить 2 подгруппы. С одной стороны, это средиземноморские виды *C. affinis* Guss. (Центральные и Южные Апеннины), *C. brutius* Porta (Калабрия), *C. rechingerianus* Kazmi (юго-запад Малой Азии), ареал которых практически не выходит за пределы Средиземноморской обл. А с другой стороны — хорошо от них обособленные *C. candicans* s. l. и *C. collinus* s. l., фитогеографическая приуроченность которых менее четко выражена. Они представляют собой комплексы незначительно отличающихся друг от друга микровидов (Kazmi (1964), R. Soó (1974), Franco, Afonso (1976) подразделяют их на подвиды). Основная часть их ареалов находится в Иллирийской провинции, но они встречаются также в южных районах Центральноевропейской провинции и прилежащих провинциях Средиземноморской обл. Анализ распространения показывает, что формирование этих весьма близких видов происходило в полосе контакта бореальной и древнесредиземноморской флор, причем средиземноморские связи выражены более четко, нежели бореальные, хотя для отнесения их к средиземноморским элементам нет достаточных оснований. Экологически эти виды тяготеют к сухим, более или менее открытым среднегорьям и низкогорьям. Вероятно, формирование этих видов исторически связано с древнесредиземноморской флорой и именно с подобными ландшафтами, а расселение их на территории, занятые сейчас бореальной флорой, произошло недавно, скорее всего в эпоху «ксеротермического максимума голоцена», когда средиземноморские виды получили возможность распространения в более северные районы. Видимо, именно в этот период произошло проникновение на Кавказ и предковой формы, прямыми потомками которой являются *C. novorossicus* и *C. collinus*. Возможно, *C. novorossicus* является несколько морфологически обособленной географической расой собственно *C. collinus*. Судя по тому, что в Малой Азии нет ни *C. candicans* s. l. и *C. collinus* s. l., ни близких им видов, можно считать, что проникновение на Кавказ происходило через Северное Причерноморье, поэтому

не исключена возможность нахождения *C. novorossicus* (или *C. collinus*) в Крыму. Таким образом, *C. novorossicus*, ареал которого охватывает кавказскую часть Крымско-Новороссийской провинции, можно рассматривать как реликт «ксеротермического максимума голоцена», в своем происхождении связанный с древнесредиземноморской флорой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гельтман Д. В. Род Чертополох — *Carduus* L. // Флора европейской части СССР. СПб., 1994. Т. 7. С. 229—234.

Горлачева З. С. Идентификация видовой принадлежности Чертополоха холмового (*Carduus collinus* Waldst. et Kit.) и Чертополоха ложнохолмового (*Carduus pseudocollinus* (Schmalh.) Klok.) // Интродукция и акклиматизация растений. Киев, 1987. Вып. 7. С. 55—56.

Тамамшян С. Г. Род Чертополох — *Carduus* L. emend. Gaertn. // Флора СССР. М.; Л., 1963. Т. 28. С. 4—39.

Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л., 1978. 248 с.

Davis P. H. Carduus L. // Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Edinburgh, 1975. Vol. 5. P. 420—438.

Franco J. do A., Afonso M. L. R. Carduus L. // Flora Europaea. London; New York; Melbourne, 1976. Vol. 4. P. 220—232.

Kazmi S. M. A. Revision der Gattung *Carduus* (*Compositae*). Teil 2 // Mitt. Bot. Staatssamm. München, 1964. Bd 5. S. 279—550.

Soó R. Systematisch-nomenklatorische Bemerkungen zur Flora Mitteleuropas mit Beziehungen zur südosteuropäischen Flora. Nachträge und Verbesserungen // Feddes Repert. 1974. Bd 85. Heft 7—8. S. 433—454.

Takhtajan A. L. Floristic regions of the world. Barkeley; London, 1986. 522 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 21 VIII 1996

УДК 582.715 (477.75 + 479) Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 1

© В. В. Бялт

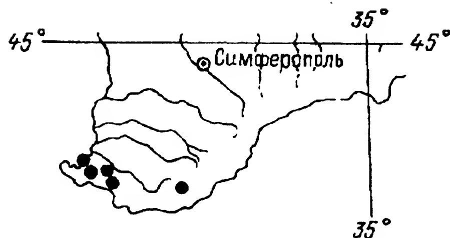
SEDUM URVILLEI (*CRASSULACEAE*) В КРЫМУ И НА КАВКАЗЕ

V. V. BYALT. *SEDUM URVILLEI* (*CRASSULACEAE*) IN THE CRIMEA AND THE CAUCASUS

В статье подтверждается, что очиток Дюрвилля (*Sedum urvillei*) встречается в Крыму. Показано, что *S. hillebrandtii* должен быть отнесен в синонимы к *S. urvillei*, а *S. sartorianum* является только подвидом *S. urvillei*. В связи с этим приводится необходимая комбинация — *Sedum urvillei* DC. subsp. *sartorianum* (Boiss.) V. Byalt. Этот подвид впервые указывается для Закавказья.

Очиток Дюрвилля был описан А. П. де Кандолем в 1828 г. почти одновременно в двух его фундаментальных работах: в обработке сем. *Crassulaceae* в «Prodromus» и в «Mémoires sur la famille des *Crassulaceae*» (Candolle, 1828a, b). Новый вид описан им по гербарным экземплярам, собранным D. D'Urville во время плавания на корабле «Chevrette» по островам Эгейского моря и в Черном море в 1819—1820 гг. Позднее, в каталоге собранных им растений, D'Urville (1822) ошибочно определил это растение как *Sedum pallidum* Bieb. То, что это определение является очевидной ошибкой, отчетливо видно из приведенного им описания: «406. *S. pallidum*. Marsh. Fl. Taur. n. 873? S. caule glabro basi repente ramosissimo, foliis obtusis teretiusculis sessilibus fere amplexicaulibus, cyma ramosa, floribus secundis, petalis aristato-acuminatis, capsulis stellatis. Flores pallide lutei. Frequens in lazaret Sevastopolis. Julio

floruerat» (D'Urville, 1822:56). Прежде всего, настоящий *S. pallidum* не является многолетником, он железисто опушен, стебли в основании не ползучие, листья не стеблеобъемлющие при основании, листовки не звездчато-растопыренные и цветки белые или розовые, но не желтые. Де Кандоль не мог не заметить эту ошибку и в «Mémoires» (Candolle, 1828b) он указывает практически на те же несоответствия, которые перечислены выше. В конце он приходит к выводу, что данное растение относится к новому виду *S. urvillei* DC. (в «Prodromus» — «*S. ulvillei*»). При этом латинский диагноз, приведенный им, практически не отличается от описания, сделанного D'Urville: «S. caule glabro erecto basi repente ramoso, foliis sparsis teretiusculis obtusis basi dilatato amplexicaulis, cyma 2—3-fida, floribus secus ramos sessilibus, petalis acuminato-aristatis» (Candolle, 1828b : 408).



Географическое распространение *Sedum urvillei* в Крыму.

В дальнейшем, несмотря на то что *S. urvillei* был описан из Крыма (из окр. г. Севастополя), он либо совсем не приводился отечественными авторами (Шмальгаузен, 1895; Федченко, Флеров, 1910; Борисова, 1939, 1970; Рубцов, 1972; Определитель..., 1987, и др.), либо, по примеру К. Ф. Ледебура, включался в синонимы к *S. pallidum* (Ledebour, 1846; Борисова, 1960).

Первыми, кто привел этот вид для Крыма (после описания его де Кандолем в 1828 г.), стали авторы обработки рода Sedum L. для второго издания «Flora Europaea»: D. A. Webb, J. R. Akeroyd и H.'t Hart (1994). Необходимо заметить, что в первом издании Webb (1964) отнес эти растения к *S. sartorianum* Boiss. Однако *S. sartorianum* был описан значительно позже (Boissier, 1856), и это название не может быть приоритетнее *S. urvillei* в случае их идентичности. Нам удалось ознакомиться с гербарными образцами, собранными в Турции и Греции (определенными как *S. sartorianum*) и сравнить их с крымскими растениями, достоверно относящимися к *S. urvillei*. Они несколько отличаются друг от друга. Прежде всего, крымские растения во время цветения более ветвистые и многоцветковые, их цветки, как и другие органы, меньше по размерам, растения менее сизые и др. По-видимому, эти отличия не столь значительны, чтобы эти растения относить к разным видам и, по нашему мнению, они соподчиняются как подвиды: *S. urvillei* DC. subsp. *urvillei* и *S. urvillei* subsp. *sartorianum* (Boiss.) V. Byalt.

Из группы родства *S. urvillei* был описан еще один вид — *C. hillebrandtii* Fenzl — с территории современной Румынии. Ознакомившись с гербарными образцами из Румынии (определенными как *C. hillebrandtii*), мы пришли к выводу, что данный вид практически идентичен *S. urvillei* и, очевидно, является его полным синонимом.

Согласно имеющимся в LE гербарным материалам, *S. urvillei* встречается на п-ове Крым только в его юго-западной части (см. рисунок).

Кроме того, в Кавказском гербарии LE обнаружен единственный гербарный образец, достоверно относящийся к *S. urvillei* subsp. *sartorianum*. К сожалению, на этикетке не указано конкретное место сбора гербария, имеется только надпись, гласящая, что он собран в Закавказье («In Imeretia»). Эта находка очень интересна, так как ранее это растение для флоры Кавказа никогда не указывалось. Кроме того, данное местонахождение оказывается в отрыве от основного ареала подвида, восточная граница которого проходит в западной Турции (Chamberlain, 1972).

Так как *S. sartorianum* Boiss. ранее не рассматривался в качестве подвида *S. urvillei* DC., считаем необходимым привести необходимые комбинацию и синонимику.

Sedum urvillei DC. subsp. *urvillei*: DC. 1828, id. 1828, Prodr. 3 : 408. Mém. Fam. Crassul.: 36. — *S. hillebrandtii* Fenzl, 1856, Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 6 : 449. — *S. sartorianum* Boiss. subsp. *hillebrandtii* (Fenzl) D. A. Webb 1963, Feddes Repert. 68,

3 : 198. — *S. pallidum* Urv. 1822, Enum. Pl. Arch. Pont. Eux. Coll.: 51; Ledeb. 1844—1846, Fl. Ross. 2 : 185; Борис. 1960, Фл. Крыма, 2, 2 : 7, non Bieb., 1809.

S. urvillei DC. subsp. sartorianum (Boiss.) V. Byalt stat. et comb. nov. — *S. sartorianum* Boiss. 1856, Diagn. Pl. Orient., Ser. 2, 2 : 62.

Синтипы: «Hab. in saxosis montis Hymetti Spruner, Sartori, Heldreich» (Syntypi, G).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борисова А. Г. Семейство *Crassulaceae* DC. // Флора СССР. М.—Л., 1939. Т. 9. С. 8—134.

Борисова А. Г. Семейство *Crassulaceae* DC. // Флора Крыма. М., 1960. Т. 2. Вып. 2. С. 4—9.

Борисова А. Г. Конспект системы сем. *Crassulaceae* DC. флоры СССР (добавления и изменения) // Нов. сист. высш. раст. 1969 (1970). Т. 6. С. 112—121.

Определитель высших растений Украины. Киев, 1987. 546 с.

Рубцов Н. И. Определитель высших растений Крыма. Л., 1972. 550 с.

Федченко Б. А., *Флеров А. Ф.* Флора Европейской России. СПб., 1910. 1204 с.

Шмальгаузен И. Флора Средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа. Киев, 1895. 468 с.

Boissier E. Fam. *Crassulaceae* // Diagnoses Plantarum Novarum. Ser. 2. 1856. N 2. P. 60—63.

Candolle de A. P. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Parisiis, 1828a. Vol. 3. 494 p.

Candolle de A. P. Mémoire sur la famille des Crassulacees. Parisiis, 1828b. 47 p. (Collection de Mémoires pour Servir à l'Histoire du Règne Végétable. Parisiis, 1828—1838).

Chamberlain D. F. Fam. *Crassulaceae* DC. // Flora of Turkey and East Agean Islands. 1972. T. 4. P. 209—249.

D'Urville D. Fam. *Crassulaceae* DC. // Enumeratio plantarum quas in insulis archipelagi aut littoribus Ponti Euxini, annis 1819 et 1820, collegit atque detexit. Parisiis, 1822, P. 51.

Ledebour C. F. Fam. *Crassulaceae* DC. // Flora Rossica. СПб., 1844—1846. T. 2. Pt. 1. P. 171—191.

Webb D. A. Genus *Sedum* L. // Flora Europaea. Ed. 1. Cambridge, 1964. Vol. 1. P. 357—363.

Webb D. A., *Akeroyd J. R.*, *H.'t Hart.* Genus *Sedum* L. // Flora Europaea. Ed. 2. Cambridge, 1994. Vol. 1. P. 429—436.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 21 III 1996

УДК 582.669.2 (571.1/.5)

Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 1

© Г. А. Лазьков

КРИТИЧЕСКИЕ ЗАМЕТКИ О РОДЕ *SILENE* (*CARYOPHYLLACEAE*) В СИБИРИ

G. A. LAZKOV. THE CRITICAL NOTES ON THE GENUS *SILENE* (*CARYOPHYLLACEAE*) IN SIBERIA

При изучении рода *Silene* в Сибири описана новая секция *Graminiformes*. Восстановлен из синонимов вид *S. stylosa*. 3 видовых названия: *S. tenuis*, *S. karkaralensis*, *S. zuntoreica* отнесены в синонимы.

Род *Silene* L. является одной из наиболее сложных таксономических групп в сем. *Caryophyllaceae*. В настоящей статье отражены некоторые изменения в систематике рода по сравнению с его обработкой во «Флоре Сибири» (Зуев, 1993). Необходимость данных таксономических изменений возникла в результате критического пересмотра гербарных материалов по роду *Silene* из Сибири.

Новая секция рода *Silene* L.

Sect. Graminiformes Lazkov sect. nov. — Sect. *Graminifoliae* Chowdhuri, 1957, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 22, 3 : 236, p. p., excl. typo.

Plantae perennes, glabrescentes vel minus pubescentes. Folia linearia vel lineari-lanceolata, glabra, margine scabra. Inflorescentia racemiformis. Calyx membranaceus tubuloso-campanulatus vel ovato-campanulatus, plus minusve inflatus. Petala bifida; ungues glabri vel ciliolati. Filamenta glabra. Carpophorum pubescens.

Typus: *S. chamarensis* Turcz.

Растения многолетние, голые или слабо опушенные. Листья линейные или линейно-ланцетные, голые, по краю шероховатые. Соцветие кистевидное. Чашечка перепончатая, трубчато-колокольчатая или яйцевидно-колокольчатая, более или менее вздувающаяся. Лепестки двунадрезанные; ноготки голые или реснитчатые. Тычиночные нити голые. Карпофор опушенный.

Тип: *S. chamarensis* Turcz.

История этой секции достаточно сложна. Б. К. Шишкин (1936) установил в пределах секции *Chloranthae* (Rohrb.) Schischk. ряд *Graminifoliae* Schischk., для которого привел описание только на русском языке. Позднее P. K. Chowdhuri (1957), считая, что данный таксон заслуживает более высокого ранга, выделил одноименную секцию *Graminifoliae* Chowdhuri и дал ей латинское описание. При этом был расширен объем ряда Шишкина за счет включения видов из Северной Америки. В таком понимании эта секция становится гетерогенной. Кроме растений с трехгнездной в основании коробочкой, голыми чашечками и листьями, а также белопленчато окаймленными прицветниками, она включает в себя растения с одногнездной в основании коробочкой, опушенными чашечкой и листьями, а также травянистыми прицветниками. Кроме того, типовым видом секции, согласно Chowdhuri (1957), является *S. tenuis* Willd., о котором следует сказать особо.

Вид *Silene tenuis* был описан по растениям, выращенным из семян, полученных, судя по указанию в протологе (Willdenow, 1809), с Байкала («Hab. ad lacum Baical»). В некоторых работах старых авторов (Rohrbach, 1868) в качестве синонимов *S. tenuis* рассматривается ряд видов, описанных позднее также из Сибири. Однако Шишкин, который видел аутентичный экземпляр *S. tenuis*, не смог идентифицировать его ни с одним видом, произрастающим в Сибири и даже на территории всего бывшего СССР (Шишкин, 1936). После этого название *S. tenuis* почти вышло из употребления. В большей части современных «Флор» данный вид не приводится. Лишь S. Kitamura (1964), а за ним Ю. П. Кожевников (1985), считая, что название *S. tenuis* незаслуженно забыто, восстанавливают его для растений, произрастающих на территории Сибири, Центральной Азии и западного Пакистана. Изучив опубликованную Ю. П. Кожевниковым (1985) фотографию образца из гербария Вильденова, В. В. Зуев (1990, 1993) исключает *S. tenuis* из состава флоры Сибири.

Что же представляет собой этот загадочный вид? Для решения этого вопроса была исследована вышеупомянутая фотография *S. tenuis*, хранящаяся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE). Сравним признаки растения, различимые на фотографии, с описанием Вильденова (Willdenow, 1809), цитаты из которого будут далее по тексту приводиться в кавычках без ссылок. Корень, а также прикорневые листья на фотографии не представлены. Стеблевые листья линейно-ланцетные («lineari-lanceolata»). Цветки в трехцветковых дихазиях, на супротивных, косо вверх направленных веточках, расположенных в пазухах верхних стеблевых листьев («panicula erecta, pedunculis triflores composita»). Прицветники ланцетные, по краю пленчато окаймленные, реснитчатые («bracteae lanceolatae margine membranaceo ciliato»). Чашечки трубчато-колокольчатые («calyces campanulati»). Лепестки разделены почти до основания (видно на увеличенном фрагменте образца) («corona bipartita»). Таким образом, признаки растения на фотографии нисколько не проти-

воречат протологу. Следовательно, описание *S. tenuis* могло быть основано именно на этом образце, хранящемся в гербарии Вильденова (B, photo — LE!).

Данный образец снабжен двумя этикетками. Первая содержит название растения согласно «Enumeratio plantarum», написанное отчетливым аккуратным почерком неизвестного переписчика. Очевидно, она была приложена значительно позднее времени составления первоописания вида. Вторая этикетка представляет собой маленький кусочек бумаги, на котором почерком Вильденова написано: «tenuis». Характерное начертание букв этого слова полностью совпадает с таковым на опубликованной в справочнике H. M. Burdet (1979) оригинальной этикетке руки Вильденова, поэтому, на наш взгляд, ошибка в идентификации практически исключена. Итак, данные этикеток также свидетельствуют о подлинности искомого образца, который обоснованно может быть избран лектотипом вида *Silene tenuis*. Приоритет в выборе лектотипа принадлежит Кожевникову (1985).

Изучение совокупности признаков растения на фотографии и в описании Вильденова позволяет определенно утверждать, что под названием *S. tenuis* был вторично описан вид *S. saxatilis* Sims, который произрастает на Кавказе, в Турции и Иране. Об этом свидетельствуют достаточно характерная форма и опушение листьев, форма и рисунок чашечки, длина цветоножек, строение соцветия и другие признаки.

Кроме того, в Общем секторе Гербария БИН (LE) были обнаружены образцы растений, определенные как *S. tenuis*, выращенные в ботаническом саду из семян, вероятно полученных по обмену. Один из них имеет этикетку: «Ex herbario horti Petropolitani. *Silene tenuis* W. (m. Steud.)», а другой — «*Silene tenuis* W.; Sem. m. Schrader. Cult. in h. b. Petropol. 1837, C. A. Meyer». По своим основным признакам они также соответствуют фотографии типового образца *S. tenuis* и представляют собой не что иное, как *S. saxatilis*. Вполне вероятно, что семена, из которых выращены эти растения, напрямую или опосредованно получены из ботанического сада в Берлине, где работал Вильденов. Таким образом, данные растения также отражают первоначальное авторское понимание вида. Ошибочное определение для этих образцов практически исключено, так как растения, выращенные в Петербургском ботаническом саду, по-видимому, не переопределялись, а гербаризировались под тем же названием, под которым были присланы. Что же касается указания протолога *S. tenuis* о том, что семена получены с Байкала, то здесь, вероятно, имеет место ошибка. Необходимо добавить, что и протолог *S. saxatilis*, также описанного по выращенным в ботаническом саду растениям (Sims, 1803), содержит ошибочные сведения о происхождении семян из Сибири. Это было выяснено ранее А. Г. Еленевским (1960). Таким образом, название *S. tenuis* должно быть отнесено к числу синонимов *S. saxatilis* и не может являться приоритетным ни для одного из описанных из Сибири видов.

Этот факт влечет за собой еще одно обстоятельство. Так как вид *S. saxatilis* (= *S. tenuis*) относится к секции *Chloranthae* (Rohrb.) Schischk. s. str. и одновременно является типовым для секции *Graminifoliae*, то название последней должно быть отнесено к числу синонимов первой. Но существующую и хорошо обособленную группу видов, которые входили в секцию *Graminifolia* Chowdhuri, за исключением ряда видов из Северной Америки, необходимо выделить в качестве особой секции, что и было сделано нами выше. Кроме типового вида секции — *S. chamarensis*, — в нее надо отнести еще 5 видов, произрастающих в Азии, от тундр Арктики до Западных Гималаев и Тибета: *S. jeniseensis* Willd., *S. graminifolia* Otth, *S. stylosa* Bunge, *S. stenophylla* Ledeb., *S. ningxiaensis* C. L. Tang.

О *Silene stylosa* Bunge

При изучении гербарного материала по видам, относимым ранее к секции *Graminifoliae* Chowdhuri, оказалось, что растения из ряда районов Алтая и Тувы, определяемые как *C. graminifolia* Otth, отличаются от типичных образцов *S. grami-*

nifolia более жестким, как бы одревесневающим каудексом, узкими и дуговидно изогнутыми листьями, часто удлиненными бесплодными побегами, а также маленькой чашечкой. Такие растения, имеющие определенный ареал и экологию (произрастают на каменисто-щебнистых местообитаниях и скалах), заслуживают статуса особого вида. Название для них уже имеется. А. А. Bunge (1830) описал с Алтая вид *S. stylosa* Bunge с двумя разновидностями: α *rupicola* Bunge и β *alpicola* Bunge. Первая из этих разновидностей, судя по протологу, отличается меньшей величиной цветка, слабо вздутой чашечкой и произрастает в расщелинах скал (вероятно, в более низком поясе, чем другая разновидность), вторая отличается большей величиной цветка, большей шириной листьев и произрастает в альпийской области. Изучение аутентичного материала по *S. stylosa* показало, что растения из Алтая и Тувы, произрастающие на каменисто-скалистых местообитаниях, соответствуют α *rupicola*, а β *alpicola*, судя по изученным микрофишам гербария де Кандоля должна быть отнесена к числу синонимов *C. graminifolia*, описанного ранее (Otth, 1824) из высокогорий Алтая («in Alpibus Altaicis»). Однако впоследствии название *S. stylosa* было полностью отнесено в синонимы к *C. graminifolia* (Ledebour, 1842; Шишкин, 1936). При восстановлении *S. stylosa* в качестве самостоятельного вида лектотипом предлагаю считать образец, относящийся к α *rupicola*: «Herb. Ledebour 659, *S. stylosa* Bunge α *rupicola*. Altai, 1826» (LE). Ареал *S. stylosa* охватывает также и Казахстанский мелкосопочник, откуда данный вид был вторично описан как *S. karkaralensis* A. Dmitr. et M. Pop. При просмотре большого гербарного материала никаких существенных отличий между растениями с Алтая и из Казахстана обнаружено не было, поэтому название *S. karkaralensis* должно считаться синонимом вида *S. stylosa*. Растения из Тувы, наоборот, отличаются несколько более широкими листьями и заметно опушенными в нижней части междоузлиями стебля и, возможно, заслуживают выделения в качестве особого подвида.

Что такое *Silene zuntoreica* Zuev?

При изучении сибирских представителей рода *Silene* L. был исследован типовой образец недавно описанного вида *S. zuntoreica* Zuev: «Чит. обл., Борзинский р-н, полынно-пырейная степь с ирисом на С.-З. окраине засоленного днища высохшего озера Зун-Торей, № 175/1, 11 VIII 1956» (LE). В протологе (Зуев, 1993) данный вид сравнивается с *S. repens* Patr., от которого отличается мелкими цветками, листьями и мелкой продолговатой коробочкой. Длина чашечки *S. zuntoreica* в первоописании не приводится, а в ключе для определения видов она, по-видимому, по ошибке, указана около 4 мм. Измерение длины чашечки на типовом листе показало, что она варьирует от 9 до 12 мм и вполне укладывается в интервал изменчивости этого признака у широко распространенного и полиморфного вида *S. repens*. То же можно сказать и о других, приведенных в протологе, отличительных признаках. Просмотр большого количества гербарных материалов по *S. repens*, хранящихся в LE, показывает, что растения, подобные типовому образцу *S. zuntoreica*, представляют собой крайний вариант изменчивости *S. repens* и спорадически встречаются по всему ее ареалу, произрастая в наиболее неблагоприятных условиях, каковыми и могут являться окраины засоленного днища высохшего озера. Такие формы не заслуживают выделения в качестве самостоятельного вида, поэтому название *S. zuntoreica* должно быть отнесено к числу синонимов вида *S. repens*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Еленевский А. Г. О двух кавказских гвоздичных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1960. Т. 65. № 5. С. 119—121.

Зуев В. В. Секция *Graminifoliae* Chowdhuri рода *Silene* L. (*Caryophyllaceae*) в Сибири // Бюл. Отд. биол. 1990. Т. 95. № 1. С. 98—101.

Зуев В. В. Silene L. — Смолевка // Флора Сибири. Новосибирск, 1993. Т. 6. С. 62—71.

Кожевников Ю. П. Критические заметки о гвоздичных (*Caryophyllaceae*) // Нов. сист. высш. раст. 1985. Т. 22. С. 95—114.
Шишкин Б. К. Смолевка — *Silene* L. // Флора СССР. М.—Л., 1936. Т. 6. С. 577—691.
Bunge A. A. *Silene* L. // C. F. Ledebour. Flora Altaica. Berolini, 1830. T. 2. S. 138—152.
Burdet H. M. Auxilium ad botanicorum graphicem. Geneve, 1979. 526 + XXIV p.
Chowdhuri P. K. Studies in the genus *Silene* /// Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1957. T. 22. N 3. S. 221—279.
Kitamura S. Flowering plants of West Pakistan // Plants of West Pakistan et Afghanistan. Kyoto, 1964. S. 1—163.
Ledebour C. F. Flora Rossica... Stuttgartiae, 1842. T. 1. 790 S.
Otth A. *Silene* // A. P. de Candolle. Prodromus systematic naturalis regni vegetabilis. Parisiis; Argentorati; Londini, 1824. T. 1. P. 367—385.
Rohrbach P. Monographie der Gattung *Silene*. Leipzig, 1868. 249 p.
Sims J. Curtis' Botanical Magazine. 1803. T. 18. Tab. 689.
Willdenow C. L. Enumeratio plantarum horti regii botanici berolinensis comtinens descriptiones omnium vegetabilium in horto dicto cultorum. Berolini, 1809. 1099 p.

Биолого-почвенный институт
НАН Кыргызстана
Бишкек

Получено 24 VI 1996

УДК 582.998.4

Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 1

© Б. А. Юрцев

НОВЫЕ ТАКСОНЫ РОДА *TARAXACUM* (СЕКЦИЯ *ARCTICA*, *ASTERACEAE*)

B. A. YURTSEV. NEW TAXA OF THE GENUS *TARAXACUM* (SECTION *ARCTICA*, *ASTERACEAE*)

Приведены система секции *Arctica* рода *Taraxacum* с описанием подсекций: *Holmeniana*, *Phymatocarpa*, *Soczaviana*, *Arctica*, а также 2 новых вида из цикла *Taraxacum* agg. *alaskanum*: *T. pseudoalaskanum* с Чукотки и *T. pseudokamtschaticum* с Аляски, отличающиеся от своих сородичей с соседнего континента цветом семянок.

Обработка секции *Arctica* рода *Taraxacum* для «Арктической флоры СССР» (Цвелев, Юрцев, 1987) побудила меня разработать систему секции в ее полном объеме. Система секции была изложена в докладе на VI симпозиуме Международной организации биосистематиков растений (Yurtsev, 1995). Далее приводятся диагнозы новых подсекций.

Subsectiones novae sectionis *Arctici* Dahlst. generis *Taraxacum* Wigg.

Subsect. l. Holmeniana Jurtz., subsect. nov. Ligulae flavae (not cytrinae). Involucri phylla apice integra vel in parte vix cornuta. Achenia subtota muricata. Antherae polliniferae. Planta diploida (2n = 16), sexualis.

Typus: *T. holmenianum* Sahlin (*T. pumilum* Dahlst. non Gaudich). Groenlandia borealis, archipelagus Canadicum Arcticum.

Subsectio monotypica.

Язычки сверху насыщенно желтые (не лимонно-желтые). Листочки обертки наверху цельные или частью с небольшим придатком. Семянки почти на всем протяжении с шипиками. Пыльники с развитой пыльцой. Растение диплоидное (2n = = 16), с нормальным половым процессом.

Тип: *T. holmenianum* Sahlin (*T. pumilum* Dahlst. non Gaudich). Северная Гренландия, Канадский Арктический архипелаг.

Подсекция монотипная.

Subsect. 2. Phymatocarpa Jurtz., subsect. nov. Ligulae supra cytrinae vel pallide-cytrinae vel subalbidae. Involucri phylla apice integra. Achenia griseo-olivacea vel brunneo-grisea, tota vel in parte superiore tantum muricata. Antherae polliniferae vel steriles. Plantae polyploidae (2n = 24, 32 vel 40).

Typus: *T. phymatocarpum* J. Vahl.

Distributio. Regiones arcticae Asiae et Americae borealis, in solis calciferis.

Species: *T. phymatocarpum*, *T. hyparcticum* Dahlst., *T. lyngeanum* Hagl., *T. pseudoplatylepium* Jurtz., *T. uschakovii* Jurtz., *T. wrangelicum* Tzvel., *T. tolmaczevii* Jurtz., *T. senjavinense* Jurtz. et Tzvel., *T. czukoticum* Jurtz., *T. platylepium* Dahlst., *T. nanaunii* Jurtz.

Язычки сверху лимонно-желтые, бледно-лимонные или почти белые. Листочки обертки с цельной верхушкой (без полых придатков). Семянки оливково-серые или серо-бурые, целиком или только выше середины с шипиками. Пыльники с пыльцой или стерильные. Растения полиплоидные (2n = 24, 32 или 40).

Тип: *T. phymatocarpum* J. Vahl.

Распространение. Арктические области Азии и Северной Америки, на карбонатных почвах.

Виды: *T. phymatocarpum*, *T. hyparcticum* Dahlst., *T. lyngeanum* Hagl., *T. pseudoplatylepium* Jurtz., *T. uschakovii* Jurtz., *T. wrangelicum* Tzvel., *T. tolmaczevii* Jurtz., *T. senjavinense* Jurtz. et Tzvel., *T. czukoticum* Jurtz., *T. platylepium* Dahlst., *T. nanaunii* Jurtz.

Subsect. 3. Soczaviana Jurtz. subsect. nov. Ligulae supra roseae vel subviolaceae. Involucri phylla apice integra. Achenia brunneo-olivacea, in parte tertia superiore muricata. Antherae normaliter polliniferae. Plantae polyploidae (2n = 24 et 32 et ?).

Typus: *T. soczavae* Tzvel.

Distributio. Asiae regiones boreali-orientales arcticae et alpinae, in schistosis.

Species: *T. soczavae* Tzvel., **T. tschuktschorum (Tzvel.) Jurtz. et Tzvel., stat. nov.** (*T. soczavae* var. *tschuktschorum* Tzvel. 1987, Fl. arctica USSR, 10 : 310), *T. korjakense* Kharkev. et Tzvel., *T. neokamtschaticum* Worosch., *T. byrrangicum* Yu. Kozhevn. (*T. tschuktschorum* × *T. arcticum* Dahlst.).

Язычки сверху розовые или почти фиолетовые. Листочки обертки с цельной верхушкой (без придатков). Семянки буро-оливковые, в верхней трети с обильными шипиками. Пыльники, как правило, с пыльцой. Растения полиплоидные (2n = 24, 32, ?).

Тип: *T. soczavae* Tzvel.

Распространение. Арктические и высокогорные районы Северо-Восточной Азии, на осыпях.

Виды: *T. soczavae, T. tschuktschorum* (Tzvel.) Jurtz. et Tzvel., *T. korjakense* Kharkev. et Tzvel., *T. neokamtschaticum* Worosch., *T. byrrangicum* Yu. Kozhevn. (*T. tschuktschorum* × *T. arcticum* Dahlst.).

Subsect. 4. Arctica, subsect. nov. Ligulae supra flavae vel pallide-flavae, vel albidae, planae vel convolutae. Involucri phylla apice integra. Achenia brunnea vel rubra, subglabra vel in parte maxime superioris tantum spinulis paucis instructa. Antherae polliniferae vel steriles. Plantae polyploidae (2n = 24, 32 vel 40) locorum nivalium.

Typus subsectionis (= typus sectionis): *T. arcticum* (Trautv.) Dahlst.

Species *T.* agg. *alaskanum* Rydb. (distributio: regiones arcticae et alpinae Asiae boreali-orientalis et Americae boreali-occidentalis): *T. sibiricum* Dahlst., *T. alaskanum* Rydb., *T. pseudoalaskanum* Jurtz. sp. nov., *T. kamtschaticum* Dahlst., *T. pseudokamtschaticum* Jurtz. sp. nov., *T. mujense* Petroczenko. Ligulae supra flavae. Antherae polliniferae vel steriles.

Species *T.* agg. *arcticum* (distributio: regiones arcticae et subarcticae alpinae Groenlandiae, Europae et Asiae necnon regiones alpinae Transbaikaliae): *T. arcticum*, *T. semitubulosum* Jurtz., *T. zhukovae* Tzvel., *T. jurtzevii* Tzvel., *T. pseudonivale* Malysch. Ligulae supra albidae. Antherae steriles.

Язычки сверху желтые, бледно-желтые или беловатые, плоские или желобчато-свернутые. Листочки обертки с цельной верхушкой (без придатков). Семянки буро-коричневые или красные, почти гладкие или только у основания пирамидки с немногими шипиками. Пыльники с пыльцой или стерильные. Растения полиплоидные (2n = 24, 32 или 40) нивальных местообитаний (снежники).

Тип подсекции (= тип секции): *T. arcticum* (Trautv.) Dahlst.

Виды агрегата *T. alaskanum* Rydb. (распространение: арктические и высокогорные территории Северо-Восточной Азии и северо-запада Северной Америки): *T. sibiricum* Dahlst., *T. alaskanum*, *T. pseudoalaskanum* Jurtz., *T. kamtschaticum* Dahlst., *T. pseudokamtschaticum* Jurtz., *T. mujense* Petroczenko. Язычки сверху желтые. Пыльники с пыльцой или стерильные.

Виды агрегата *T. arcticum* (распространение: арктические и субарктические высокогорные территории Гренландии, Европы и Азии, а также высокогорья Забайкалья): *T. arcticum*, *T. semitubulosum* Jurtz., *T. zhukovae* Tzvel., *T. jurtzevii* Tzvel., *T. pseudonivale* Malysch. Язычки сверху беловатые. Пыльники стерильные.

Привожу описания новых видов *T.* agg. *alaskanum*.

1. Taraxacum pseudoalaskanum Jurtz. sp. nov. A *T. alaskano* Rydb. ex regionum arcticarum et alpinarum Alaskae, cui proximum est, acheniis rufis vel atrorubris facile differt. Antherae polliniferae vel steriles: **T. pseudoalaskanum Jurtz. var ulvelkotii (Jurtz.) Jurtz. comb. nov.** (*T. alaskanum* var. *ulvelkotii* Jurtz. 1987. Fl. arctica USSR, 10 : 305). Folii lobi 9—11 in folio, vulgo acuti triangulares, terminali quam laterales pro more haud majore. Involucri phylla exteriora quam interiora multo breviora, ovata, atroviridia, saepius glaucescentia. Achenia sub apicem vix spinulosa.

Typus: «Chukotka occidentalis, ad litora maris Vostoczno-Sibirskoye (Orientali-Sibirici), 4 km ad occidentem a statione polari Valkarkai, in pharangio, in prato nivali, 21 VIII 1994, fruct., B. Jurtzev» (LE, cum isotypis pluribus).

Habitat in regionibus arcticis et alpinis Asiae boreali-orientalis in locis nivalibus.

Отличается от *T. alaskanum* Rydb. арктических и высокогорных территорий Аляски, к которому наиболее близок, рыжими или темно-красными семянками. Пыльники с пыльцой или стерильные (*T. pseudoalaskanum* var. *ulvelkotii* Jurtz.). Листья с 9—11 лопастями, обычно острыми, треугольными, конечная лопасть, как правило, не больше боковых. Наружные листочки обертки намного короче внутренних, яйцевидные, темно-зеленые, чаще с сизым налетом. Семянки под пирамидкой с немногими шипиками.

Тип: «Западная Чукотка, побережье Восточно-Сибирского моря, 4 км к западу от полярной станции Валькаркай, нивальная луговина в приморском овраге, пл., 21 VIII 1994, Б. Юрцев» (LE, с многими изотипами).

Произрастает на арктических и высокогорных территориях Северо-Восточной Азии у снежников.

2. Taraxacum pseudokamtschaticum Jurtz. sp. nov. A *T. kamtschatico* Dahlst. ex Asia boreali-orientali, cui proximum est, acheniis rubro-castaneis (non brunneis) facile differt. Folii lobi pauci (3—7 in folio), rotundo-triangulares, terminali quam laterales majore. Involucri phylla exteriora quam interiora haud latiora, viridia vel coeruleo-viridia. Antherae polliniferae. Spinulae in parte superiore achenii paucae.

Typus: «Alaska occidentalis, Bendeleben quod., peninsula Sewardensis centralis, Bendeleben Mts. — the northern slope, headwaters of Ella Creek, 65°18′ N, 163°44′ W, snowbed tundra meadow at the foot of east-facing steep slope, copiosa, 15 VII 1993, fl. et fruct., B. Yurtsev, D. Murray, S. Kelso» (ALA).

Habitat in regionibus arcticis et alpinis Americae boreali-occidentalis in locis nivalibus.

Легко отличается от *T. kamtschaticum* Dahlst. из Северо-Восточной Азии, к которому наиболее близок, семянками каштаново-красными (не буро-коричневыми). Лопасти листьев немногочисленные (в числе 3—7 на одном листе), округленно-тре-

угольные, верхушечная крупнее боковых. Наружные листочки обертки не шире внутренних, зеленые или сизовато-зеленые. Пыльники с пыльцой. Шипики семянок только при основании пирамидки, малочисленные.

Тип: «Западная Аляска, центральная часть п-ова Сьюард, горы Бенделебен — северный макросклон, истоки руч. Элла-крик, 65°18′ с. ш., 163°44′ з. д., нивальная тундровая луговина у подножья крутого восточного склона горной террасы, обильно, 15 VII 1993, цв. и пл., Б. Юрцев, Д. Муррей, С. Келзо» (ALA).

Обитает на арктических и высокогорных территориях на северо-западе Сев. Америки у снежников.

Обсуждение приведенной системы было дано в докладе автора на VI симпозиуме Международной организации биосистематиков растений (29 июля—2 августа 1995 г., г. Тромсе, Норвегия) «Анализ дифференциации некоторых ключевых арктоальпийских таксонов» (Yurtsev, 1995) и будет опубликовано в Трудах симпозиума. Расхождение основных филумов, по-видимому, произошло в плиоцене на крайнем Северо-Востоке Азии, где соседствуют 3 тектонические зоны: древней палеозойской платформы в области полярного шельфа с обширными выходами карбонатных горных пород (подсекции *Holmeniana* и *Phymatocarpa*), Чукотско-Охотского мезозойского и Камчатско-Корякского неогеново-четвертичного вулканических поясов (подсекция *Soczaviana*) и Яно-Колымской складчатой страны (подсекция *Arctica*: *T.* agg. *arcticum* и *T.* agg. *sibiricum*, преимущественно на кислых горных породах). В целом ареал секции почти не выходит за пределы Метаарктики (Юрцев, 1977), а подсекций *Holmeniana* и *Phymatocarpa* — за пределы Арктики.

Другой неожиданный вывод — практическое отсутствие амфиберингийских хионофильных видов одуванчиков; так, *T.* agg. *arcticum* представлен исключительно азиатскими и 1 евразиатским видами (включая забайкальский высокогорный *T. pseudonivale*), а амфиберингийский *T.* agg. *alaskanum* в Азиатской и Американской Берингии представлен замещающими видами, отличающимися цветом семянок (см. выше). *T. sibiricum* приводится для Аляски, но указание на бледно-желтоватую окраску язычков у американских популяций (Porsild, Cody, 1980) заставляет предположить, что на Аляске произрастает другое растение (у азиатской популяции язычки насыщенно-желтые).

Состав видов секции к настоящему времени выявлен далеко не полностью. Это особенно справедливо для растений Американской Арктики. Так, во 2-м издании «Иллюстрированной флоры Канадского Арктического архипелага» A. E. Porsild (1964) приводит *T. arcticum* для ряда районов архипелага, ссылаясь на рисунок, в 1-м издании отнесенный им к *T. pumilum* Dahlst. (= *T. holmenianum* Sahlin). Судя по характеру рассечения листьев, это растение близко к *T. tolmaczevii* с о-ва Врангеля — с беловатыми язычками — однако отличается от него черноватыми (а не желтыми) рыльцами. По-видимому, растение заслуживает описания в качестве нового вида.

Гибридизация сыграла важную роль в эволюции секции. Целый ряд таксонов представляет продукт межсекционной гибридизации — видов разных подсекций секций *Arctica* и *Borealia* H.-Maz. (*Ceratophora* Dahlst.) (Цвелев, Юрцев, 1987). Благодаря наличию роговидных придатков хотя бы на части листочков обертки и слабо развитого опушения на стрелке под корзинкой эти виды приходится относить ко второй секции (например, *T. tamarae* Kharkev. et Tzvel., *T. albescens* Dahlst., *T. anadyricum* Tzvel., *T. stepanovae* Kharkev. et Tzvel., *T. petrovskyi* Tzvel.). Виды подсекции *Arctica* (в особенности *T.* agg. *alaskanum*) обнаруживают признаки сходства с видами арктоальпийской олиготипной секции *Glabra* H.-Maz. и также могли возникнуть благодаря межсекционной гибридизации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Цвелев Н. Н., Юрцев Б. А. Род *Taraxacum* Wigg. — Одуванчик // Арктическая флора СССР. Л., 1987. Вып. 10. С. 264—319.

Юрцев Б. А. О соотношении арктической и высокогорных субарктических флор // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л., 1977. С. 125—138.

Porsild A. E. Illustrated flora of the Canadian Arctic Archipelago. Ed. 2. Ottawa, 1964. 218 p.

Porsild A. E., Cody W. J. Vascular plants of continental Northwest Territories, Canada. Ottawa, 1980. 667 p.

Yurtsev B. A. Analysis of differentiation in some key arctic-apline taxa // VI International Symposium IOPB. Programme and abstracts «Variation and evolution in arctic and alpine plants». Tromsø, 1995. P. 27.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 26 IX 1996

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (22 + 268.52)

© И. Н. Сафронова

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ НА ОСТРОВЕ ВЕРН (КАРСКОЕ МОРЕ)

I. N. SAFRONOVA. NEW FLORISTIC RECORDS OF THE VERN ISLAND (KARA SEA)

Приведены 7 видов (*Calamagrostis deschampsioides, Luzula wahlenbergii, Silene acaulis, Caltha caespitosa, Ranunculus pallasii, Draba pohlei, Hippuris lanceolata*), собранных на о-ве Верн у западного побережья о-ва Таймыр. Эти находки дополняют сведения о распространении данных видов в пределах Российской Арктики.

У западного побережья о-ва Таймыр находятся несколько небольших островов. В июле 1995 г. нам удалось побывать на одном из них — о-ве Верн, расположенном на 73° 30′ с. ш. примерно в 5 км к юго-западу от о-ва Диксон. Площадь острова очень невелика — около 3×2 км². Северная и южная части острова представляют собой гряды, покрытые крупнокаменистыми россыпями, почти лишенные высших растений; высота гряд 36 м над ур. м. Между грядами расположена увлажненная равнина с небольшим озерком и ручьями, с сомкнутым растительным покровом из травяно-моховых, злаково-моховых, морошково-моховых тундровых сообществ.

На острове собраны несколько видов, находки которых дополняют сведения об их распространении в пределах Российской Арктики.

Calamagrostis dechampsioides Trin. Арктический литоральный вид, имеющий разорванный ареал и распространенный спорадично от Мурмана до Карско-Байдарацкого побережья и от побережья Оленекского залива до Аляски в районе Берингова пролива (Цвелев, 1964). Впервые отмечен на Таймыре. Собран в мокром злаково-моховом сообществе по краю озерка.

Luzula wahlenbergii Rupr. Почти исключительно арктическое растение, широко распространенное в тундрах Евразии (Толмачев, 1963). О-в Верн — самое северное местонахождение данного вида на Западном Таймыре, ближайшее находится на о-ве Сибирякова, который расположен южнее при входе в Енисейский залив (Толмачев, 1926, 1931; Матвеева, Заноха, 1985). Собран в морошково-моховом сообществе.

Silene acaulis (L.) Jacq. Арктоальпийский европейско-чукотско-американский вид (Юрцев, 1971). Впервые отмечен на Таймыре, до сих пор в литературе отсутствовали указания на его нахождение между сибирским макросклоном гор Новой Земли и Урала и Чукоткой. Собран на мелкоземистом участке между скалами. Произрастает единично.

Caltha caespitosa Schipcz. Редко встречающееся растение от южного о-ва Новой Земли до о-ва Врангеля. Ближайшее местонахождение — о-в Сибирякова (Толмачев, 1971).

На о-ве Верн обилен в травяно-моховых мокрых тундровых сообществах по берегу озерка.

Ranunculus pallasii Schlecht. Типично арктический вид. Встречается в пределах всей Российской Арктики, на Таймыре — нечасто. Ближайшее местонахождение — о-в Сибирякова (Толмачев, 1971). На о-ве Верн обилен (аспектирует) по берегу озерка в травяно-моховой мокрой тундре и в воде вместе с *Hippuris lanceolata*.

Draba pohlei Tolm. Редкое растение. В «Арктической флоре» (Толмачев, 1975) вид указан только для Северной Земли (о-в Октябрьской революции), центральной части Таймыра и Новосибирских о-вов (о-в Котельный). На о-ве Верн собран на мелкоземистом участке между скалами.

Hippuris × lanceolata Retz. Нечасто встречается по всей Российской Арктике от Мурмана до Чукотки. На Таймыре был отмечен только на острове Сибирякова, на западном побережье Енисейского залива и в устье р.Пясины (Цвелев, 1980; Куваев и др., 1991). На о-ве Верн обилен в воде озер.

Гербарные образцы перечисленных выше видов хранятся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН (LE).

Автор благодарит сотрудников Отдела растительности Крайнего Севера БИН РАН В. В. Петровского и Б. А. Юрцева за помощь в определении растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Куваев В. Б., Кожевникова А. Д., Бучацкая Т. А. Дополнения к флоре сосудистых растений острова Сибирякова // Бот. журн., 1991. Т. 76. № 8. С.1167—1173.

Матвеева Н. В., Заноха Л. Л. О флоре и растительности острова Сибирякова // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 5. С. 616—624.

Толмачев А. И. Предварительный отчет о поездке в низовья Енисея и прибрежную часть Гыданской тундры летом 1926 г. // Изв. АН СССР. 1926. Т. 26. С. 1655—1680.

Толмачев А. И. Обзор сосудистых растений острова Сибирякова в Енисейском заливе // Тр. Ботан. музея (Ленинград). 1931. Вып. 23. С. 221—218.

Толмачев А. И. Сем. XVI. *Juncaceae* // Арктическая флора СССР. М.—Л., 1963. Вып. 4. С. 8—50.

Толмачев А. И. Сем. XXVIII. *Ranunculaceae* // Арктическая флора СССР. М.—Л., 1971. Вып. 6. С. 123—231.

Толмачев А. И. Род *Draba* L. // Арктическая флора СССР. М.—Л., 1975. Вып. 7. С. 106—155.

Цвелев Н. Н. Род *Calamagrostis* Adans. // Арктическая флора СССР. М.—Л., 1964. Вып. 2. С. 51—75.

Цвелев Н. Н. Сем. L. *Hippuridaceae* // Арктическая флора СССР. М.—Л., 1980. Вып. 8. С. 57—61.

Юрцев Б. А. Род *Silene* L. // Арктическая флора СССР. М. —Л., 1971. Вып. 6. С. 84—101.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 10 IX 1996

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 58 : 579.61

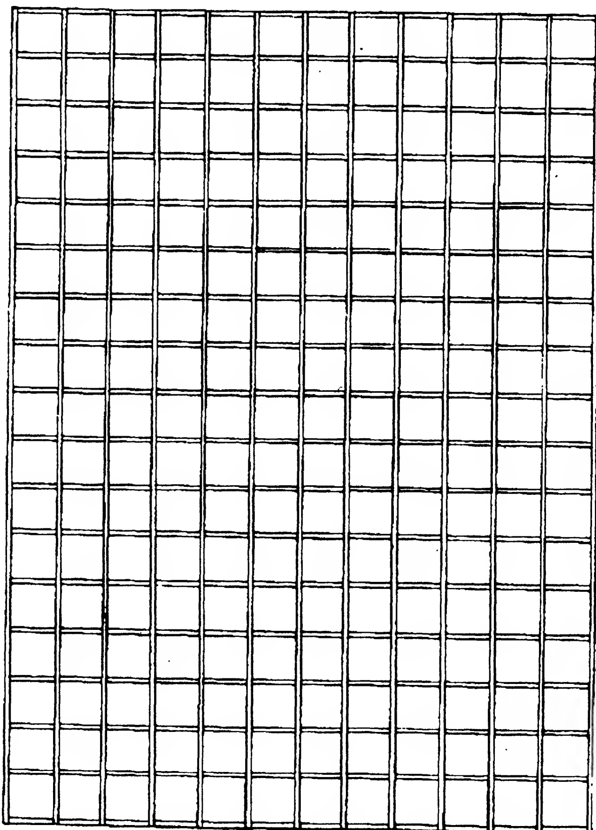
© Е. М. Тарасова

ПРОСТОЙ И УДОБНЫЙ ГЕРБАРНЫЙ ПРЕСС

E. M. TARASOVA. SIMPLE AND CONVENIENT HERBARIUM PRESS

Дано описание простого и легкого гербарного пресса из стальной оцинкованной цельнопаянной сетки.

При большом объеме гербарных сборов, особенно во время дальних выездов и длительного пребывания в полевых условиях, возникает необходимость в достаточном количестве легких, компактных, удобных для перевозки и хранения гербарных прессов. Поскольку приобретение стандартных гербарных прессов, равно как и



Пластина гербарного пресса из оцинкованной цельнопаянной сетки.

изготовление новых, в настоящее время весьма затруднено, ботанической аудитории предлагается модель чрезвычайно простого в изготовлении и удобного в эксплуатации гербарного пресса.

Пресс, как и в случае классического варианта, состоит из 2 пластин, стягивающихся шнуром (лучше хлопчатобумажным). Пластины пресса вырезаются из стальной оцинкованной цельнопаянной сетки (например, ГОСТ 2715-75), которая обычно используется для изготовления клеток в сельском хозяйстве, в частности звероводстве. Вполне пригодны старые, отслужившие свой срок звероводческие клетки. Наиболее удобна сетка с ячеей 2.5 × 2.5 см или чуть крупнее. Из сетки нарезаются пластины, соответствующие размеру листа бумаги, в которой производится сушка растений. В случае, если используется газетная бумага, размер пластин определяется размером 1/4 газетного листа: 42.5 × 30.0 см или 17 × 12 ячей вышеуказанной сетки (см. рисунок). Края пластин обрабатываются: затачиваются наждаком и зачищаются. В этом собственно и состоит весь процесс «изготовления» пресса. Дополнительной окраски не требуется, так как оцинкованная сталь слабо подвергается коррозии. Вес одного пресса (2 пластин) равен 0.6 кг.

Помимо доступности и легкости, предлагаемый пресс имеет следующие немаловажные достоинства. Легкая сетчатая конструкция хорошо вентилируется, растения в таком прессе высыхают быстро. Кроме того, стальные пластины упруги, при правильной растяжке пресса практически не изгибаются, что обеспечивает равномерное сдавливание растений всей поверхностью пластин и исключает их деформацию. В наиболее распространенных стандартных фабричных прессах из панцирной сетки Рабица середина пресса выгибается и в этом месте растения при сушке морщатся.

Иногда возникает необходимость в гербаризации растений «в полный рост», например при оформлении экспозиций, что легко осуществляется в прессах соответствующего размера. В практике автора крупные экземпляры растений из семейства зонтичных и сложноцветных (высотой свыше 1 м) успешно высушивались в прессе размером 125.0 × 30.0 см. Упругая конструкция сетки и в этом случае предотвращала деформацию.

Гербарные прессы из стальной сетки были «изобретены», когда для работы в поле срочно понадобилось большое количество легких прессов. Они успешно используются с 1987 г., облегчая автору и его коллегам нелегкий труд гербаризации.

Кировский объединенный
историко-архитектурный
и литературный музей
Киров

Получено 13 VI 1996

SUMMARY

A description of simple and light herbarium press made of stell zinc-cover whole-soldered net is given.

ИСТОРИЯ НАУКИ

УДК 581.9 (575.32) (091)

© С. С. Иконников

ИСТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЯ ФЛОРЫ ГОРНОГО БАДАХШАНА (ПАМИР)

S. S. IKONNIKOV. HISTORY OF THE INVESTIGATION OF THE BADAKSHAN'S FLORA (PAMIR)

Описана история исследования флоры Горного Бадахшана (Памир) за период более 100 лет (с 1878 г.). Выделены 5 этапов изучения флоры и намечены перспективы будущих исследований.

Территория гор Памира (или Горного Бадахшана) издавна привлекала внимание ботаников и географов, поэтому неудивительно, что история исследования флоры Горного Бадахшана насчитывает более 100 лет.[1]

В изучении флоры Горного Бадахшана можно наметить 5 основных этапов:

1-й этап (1878—1916 гг.) — первичное ботаническое обследование территорий вдоль караванных путей со сбором гербария.

2-й этап (1917—1931 гг.) — рекогносцировочное посещение крупных труднодоступных районов.

3-й этап (1932—1945 гг.) — работа Таджико-Памирских экспедиций и основание ботанических стационаров — Памирской биостанции (Чечекты) и Памирского ботанического сада (Хорог).[2]

4-й этап (1946—1987 гг.) — комплексные исследования на базе стационаров, преобразованных позже в Памирский биологической институт АН Таджикистана.

5-й этап (1988—1996 гг.) — временное затухание флористических исследований, обусловленное внешними и внутренними трудностями Республики Таджикистан.

1-й этап. Первая ботаническая коллекция была собрана в высокогорьях Памира (на востоке Горного Бадахшана) А. А. Кушакевичем, участником известной экспедиции академика Н. А. Северцова (1878), вдоль караванного пути из Алая через Памир в Хорог, в количестве около 1000 гербарных образцов.

На западе Горного Бадахшана в 1882—1883 гг. изучал растения ботаник А. Э. Регель, собравший несколько тысяч гербарных образцов в долинах рек Пяндж, Шах-Дарья, Гунт. В настоящее время эти коллекции хранятся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова Российской академии наук (Санкт-Петербург, LE). Отметим наиболее крупных коллекторов этого периода (с указанием лет сбора растений): С. И. Коржинский (1895—1897),[3] O. Paulsen (1896—1897), О. А. и Б. А. Федченко (1901), Ф. Н. Алексеенко (1901), Б. А. Федченко (1904), О. Э. Кнорринг (1913), Н. Н. Тутурин и П. И. Беседина (1914). Все они были одиночки-исследователи флоры Горного Бадахшана.

В это время появились и первые публикации о растениях этого района. Коржинский (1896) опубликовал «Описание некоторых новых или малоизвестных растений

[1] Отдельные сведения по истории исследования флоры Горного Бадахшана и обширную библиографию можно найти в работе Г. М. Ладыгиной и др. (1988).

[2] Обширная аннотированная библиография, охватывающая первые 3 этапа исследований (с приложением карт ряда маршрутов ботаников в Горном Бадахшане), опубликована в работе Д. Л. Марголиной (1941).

[3] Места хранения коллекций были опубликованы нами ранее (Иконников, 1963, 1979).

Туркестанского края» на основе своих гербарных коллекций 1895 г., где приведены латинские диагнозы 4 памирских видов из района перевала Кызыл-Арт и озера Каракуль на северо-востоке Горного Бадахшана. В этом же году французский ботаник A. Franchet (1896) опубликовал первый флористический список по этому же району по сборам виконта M. E. de Poncins, который был на Памире в 1894 г. В списке приведено 73 вида (из них 11 новых). Первый русский флористический список по Памиру составил Б. А. Федченко (1900) на основе собранных в 1892 г. ботаником П. С. Назаровым растений; он включал в себя 150 видов.

В 1903 г. вышла из печати обобщающая работа Ольги Александровны Федченко (первой в России женщины — доктора ботаники, супруги известного географа А. П. Федченко и матери крупного ботаника, основателя современного Гербария БИН Бориса Алексеевича Федченко) — «Флора Памира». Позднее О. А. сделала дополнения и исправления к ней (Федченко, 1905а,б, 1908б, 1909, 1915) и составила «Определитель памирских растений» (Федченко, 1908а). В них перечислено 438 видов высших растений.

Первые сведения о флоре запада Горного Бадахшана дал Коржинский в своей известной работе «Fragmenta florae Turkestaniae. I» (Korshinsky, 1898), в которой приведены латинские диагнозы 7 новых видов Горного Бадахшана. Первый флористический список по этому району был опубликован Б. А. Федченко (1902) в работе «Материал для флоры Шугнана» и содержал 302 вида, собранных О. А. и Б. А. Федченко в 1901 г.

Таким образом, первый этап был достаточно плодотворен в изучении флоры Бадахшана и в выявлении ее видового состава.

2-й этап. Революционные потрясения и гражданская война нарушили планомерное изучение флоры. Но уже в 1923 г. возобновляются экспедиционные исследования. Ботаник И. А. Райкова, участница экспедиции Русского географического общества, в 1923 г. собрала большой гербарий из различных районов Памира. В 1927 г. в Горном Бадахшане работала большая экспедиция Среднеазиатского государственного университета (САГУ) с ботаниками И. А. Райковой и П. А. Барановым, посетившая труднодоступные долины рек Памир, Язгулем, Бартанг. В 1928 г. в труднодоступных районах севера Горного Бадахшана вела обследование территории Советско-Германская экспедиция, в которой участвовала ботаник Л. Б. Ланина, собравшая немало растений.

Во время 2-го этапа исследований также были собраны значительные коллекции растений, но они остались необработанными, хотя и пополнили базу для написания будущих флор.

3-й этап. В 1932 г. Таджикской базой АН СССР была организована Таджико-Памирская экспедиция, в состав которой вошли многие талантливые ботаники (П. Н. Овчинников, К. С. Афанасьев, Н. Ф. Гончаров, Ю. С. Григорьев, А. В. Гурский и др.), существенно обогатившие гербарные коллекции по Горному Бадахшану. В это же время Среднеазиатская экспедиция САГУ перешла к закладке стационаров, два из которых дали начало крупным исследовательским учреждениям. Один (в урочище Чечекты, на высоте 3850 м над ур. м.) позднее (в 1937 г.) стал Памирской биологической станцией, а второй (около города Хорога, на высоте 2300 м над ур. м., на западе Бадахшана) послужил основой для Памирского ботанического сада (с 1940 г.). Оба стационара были заложены по инициативе ботаников Баранова и Райковой.

Большая группа ботаников Среднеазиатской экспедиции (М. М. Советкина, Е. А. Варивцева, К. В. Станюкович, Н. Б. Никифорова, Л. И. Назаренко, С. Х. Чевкениди и др.) продолжала сбор гербария из различных районов Горного Бадахшана, накапливая огромный материал для написания будущей «Флоры».

В 1934 г. начали выходить первые тома фундаментальной 30-томной «Флоры СССР» (1934—1964), была задумана многотомная «Флора Таджикистана» (но вышел

лишь 5-й том (1937)), в которых нашли отражение многие новые находки на территории Горного Бадахшана. Но начавшаяся Великая Отечественная война прервала эти исследования.

4-й этап. В послевоенный период проводились комплексные ботанические работы. Сотрудники Памирской биостанции и Памирского ботанического сада вели геоботанические, флористические, эколого-морфологические, интродукционные и физиологические исследования. Одновременно сотрудниками Памирской биостанции продолжались сборы растений из различных районов Горного Бадахшана. Значительные коллекции растений были собраны К. В. Станюковичем (1946—1956), О. В. Заленским (1946, 1948), Т. Н. Кишковским (1946—1948), Л. Ф. Сидоровым (1952—1959), М. Б. Кривоноговой (1955—1957), Г. М. Ладыгиной (1955—1968, 1976), Н. П. Литвиновой (1964—1968), Л. И. Носовой (1966—1971), М. К. Халиковым (1968, 1969), С. С. Иконниковым (1953—1969, 1971, 1976) и др.

В этот же период сотрудники Памирского ботанического сада также собирали растения, особенно его директор А. В. Гурский, геоботаник О. Е. Агаханянц и интродуктор М. Л. Запрягаев. При саде был создан гербарий.

В 1957 г. начала издаваться многотомная «Флора Таджикской ССР» (1957—1991). В связи с этим сотрудники Института ботаники АН Таджикской ССР проводили обширные сборы растений и в Горном Бадахшане. Наибольшие коллекции растений были собраны П. Н. Овчинниковым, А. П. Чукавиной, В. И. Запрягаевой, Г. К. Кинзикаевой, А. А. Конновым, Т. Ф. Запрягаевой и др. Эти коллекции составляют основу бадахшанского гербария в г. Душанбе.

В послевоенные годы Горный Бадахшан активно посещали и собирали растения видные ботаники: Е. М. Лавренко (1948, 1953), Л. Е. Родин (1948), А. И. Пояркова (1950), Ю. С. Григорьев (1950), П. П. Поляков (1954), Н. Н. Цвелев (1958), Ю. Д. Гусев (1958), В. И. Грубов (1968), Р. В. Камелин (1967), В. В. Письяукова (1956—1976), И. Т. Васильченко и Л. И. Васильева (1970—1974) и др. Значительный вклад в изучение флоры Горного Бадахшана сделан аспирантами, ныне кандидатами биологических наук: Н. В. Абрамовым (1969—1972), Т. В. Сусловой (1969—1970), С. Султановым (1969—1972), З. К. Курбанбековым (1969, 1972), М. Дарвазиевым (1970—1972), А. Г. Денгубенко (1976—1986) и др.

В этот период отдельные новинки флоры публикуются в томах «Флоры СССР», «Флоры Таджикской ССР» и «Определителя растений Средней Азии» (1968—1993).

В 1963 г. нами был опубликован «Определитель растений Памира» (Иконников, 1963), а затем он был дополнен в ряде статей (Иконников, 1969, 1982, 1983, 1987, 1988, 1989). На сегодня флора Памира (или востока Горного Бадахшана) исчисляется 775 видами и 305 родами высших растений (Иконников, 1991).

По западной части Горного Бадахшана нами был опубликован «Определитель высших растений Бадахшана» (Иконников, 1979). Позднее он также был дополнен в ряде публикаций (Иконников, 1983, 1987, 1988, 1989). В настоящее время флора этого региона включает в себя 1640 видов и 512 родов высших растений (Иконников, 1991).

5-й этап. Современный этап характеризуется некоторым спадом ботанических исследований в Горном Бадахшане из-за революционных событий в Республике Таджикистан и экономических трудностей. Однако ряд работ проводился и проводится в этот период. Так, на востоке Горного Бадахшана в 1988 г. для обоснования биосферного заказника в районе оз. Зоркуль собирал гербарий М. Ю. Медведев (1989), а в 1982—1995 гг. собрал большой гербарий (около 13 тысяч листов) в труднодоступной долине р. Бартанг Д. Наврузшоев (1996), успешно защитивший докторскую диссертацию по теме «Флора и растительность бассейна р. Бартанг».

Мы также продолжали работать над дальнейшим изучением флоры Горного Бадахшана, обрабатывая имеющиеся обширные коллекции и проверяя номенклатуру отдельных видов.

В настоящее время флора Горного Бадахшана (без Придарвазского флористического р-на) составляет 1890 видов и 558 родов высших растений (Иконников, 1991).

В Памирском ботаническом саду (г. Хорог) имеется гербарий около 80 000 листов, а на Памирской биостанции (Чечекты) — 10 000 листов. Однако активные флористические работы затруднены из-за сложных современных условий и оттока интернациональных кадров из Таджикистана.

В настоящее время образовалась небольшая ботаническая школа в самом Горном Бадахшане: здесь работали академик АН ТаджССР, доктор биол. наук Х. Ю. Юсуфбеков (1929—1990), кандидат биол. наук З. К. Курбанбеков (1935—1993), сейчас работают доктора биол. наук У. Х. Холдоров, С. Ш. Шомонсуров, Д. Наврузшоев, кандидаты биол. наук М. Дарвазиев, М. Миргоесиев, С. Сабоиев и др., которые продолжают изучение флоры и растительности.

В будущем можно надеяться на современные работы русских и бадахшанских ботаников по изучению растительного мира этого интереснейшего высокогорного района.

Завершая краткий обзор истории исследования флоры Горного Бадахшана, хотелось бы наметить районы наиболее интересных флористических работ в будущем. Желательно обследовать район юго-западного Бадахшана — от кишлака Боршор до кишлака Даршай (включая окрестности хр. Ишкашим и боковые ущелья), среднюю и верхнюю часть долины р. Ванч с боковыми ущельями, весь Калай-Хумбский административный район, окрестности ледника Федченко, пиков Маркса и Энгельса (особенно на верхнем переделе обитания высших растений!) и урочище Шад-Пут (на крайнем востоке Горного Бадахшана).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Иконников С. С. Определитель растений Памира. Душанбе, 1963. 282 с.

Иконников С. С. Дополнение в флоре Памира // Нов. сист. высш. раст. 1969. Т. 6. С. 260—272.

Иконников С. С. Определитель высших растений Бадахшана. Л., 1979. 400 с.

Иконников С. С. Новое дополнение к флоре Памира // Нов. сист. высш. раст. 1982. Т. 19. С. 189—195.

Иконников С. С. Заметки по флоре Памира и Бадахшана // Нов. сист. высш. раст. 1983. Т. 20. С. 187—195.

Иконников С. С. Заметки о видах флоры Памира и Бадахшана. 2 // Нов. сист. высш. раст. 1987. Т. 24. С. 227—231.

Иконников С. С. Заметки по флоре Памира и Бадахшана. 3 // Нов. сист. высш. раст. 1988. Т. 25. С. 178—182.

Иконников С. С. Заметки о видах флоры Памира и Бадахшана. 4 // Нов. сист. высш. раст. 1989. Т. 26. С. 179—183.

Иконников С. С. Флора Бадахшана и Памира (состав, сравнительный анализ, ботанико-географическое районирование): Дис. в форме научн. доклада на соиск. учен. степ. доктора биол. наук. СПб., 1991. 71 с.

Коржинский С. И. Очерки растительности Туркестана. I—III. Приложение 2. Описание некоторых новых или малоизвестных растений Туркестанского края // Зап. Имп. Акад. Наук. 1896. Сер. VIII. Т. 4, № 4. С. 85—112.

Ладыгина Г. М., Измайлова Н. Н., Иконников С. С. и др. Итоги ботанических исследований высокогорий Средней Азии (1960—1985 гг.) // Растительный мир высокогорных экосистем СССР. Владивосток, 1988. С. 48—78.

Марголина Д. Л. Флора и растительность Таджикистана. М.—Л., 1941. 346 с.

Медведев М. Ю. Флора заказника Зоркуль (Восточный Памир) // Изв. АН ТаджССР, отд. биол. наук. Деп. в ВИНИТИ. Душанбе, 1989. 73 с.

Наврузшоев Д. Флора и растительность бассейна реки Бартанг: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1996. 46 с.

Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1968—1993. Т.1—10.

Федченко Б. А. Материалы для флоры Памира и Алайского хребта // Землеведение. 1900. Кн. 1. Приложение. С. 1—10.

Федченко Б. А. Материал для флоры Шугнана // Тр. Петерб. бот. музея. СПб., 1902. Вып. 1. С. 110—170.

Федченко О. А. Флора Памира. Собственные исследования 1901 г. и свод предыдущих // Тр. Петерб. бот. сада. 1903. Т. 21. Вып. 3. С. 223—493.

Федченко О. А. Первое дополнение к Флоре Памира // Тр. Петерб. бот. сада. 1905а. Т. 24. Вып. 2. С. 123—154.

Федченко О. А. Второе дополнение к Флоре Памира // Тр. Петерб. бот. сада. 1905б. Т. 24. Вып. 3. С. 313—355.

Федченко О. А. Определитель памирских растений // Тр. Петерб. бот. сада. 1908а. Т. 28. Вып. 1. С. 127—190.

Федченко О. А. Третье дополнение к Флоре Памира // Тр. Петерб. бот. сада. 1908б. Т. 28. Вып. 1. С. 97—126.

Федченко О. А. Четвертое дополнение к Флоре Памира // Тр. Петерб. бот. сада. 1909. Т. 28. Вып. 3. С. 441—511.

Федченко О. А. Пятое дополнение к Флоре Памира // Тр. Петерб. бот. сада. 1915. Т. 31. Вып. 3. С. 441—511.

Флора СССР. М.—Л., 1934—1964. Т. 1—30.

Флора Таджикистана. М.—Л., 1937. Т. 5. 709 с.

Флора Таджикской ССР. Л., 1957—1991. Т. 1—10.

Franchet F. A. Note sur une collection des plantes rapportees du Pamir en 1894 par M. E. de Poncins // Bull. Mus. Hist. Nat. Paris, 1896. T. 2. N 7. P. 342—347.

Korshinsky S. Fragmenta florae Turkestaniae. Plantae novae vel minus cognitae describuntur. I // Изв. Акад. Наук. 1898. Сер. 5. Т. 9. № 5. С. 399—424.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 13 VI 1996

С 1996 г. в целях ускорения публикации статей текст необходимо представлять на дискете 3.5 дюйма (в дополнение к машинописному оригиналу). Для компьютерной верстки журнала используются IBM PC совместимые компьютеры и программы, работающие в среде Windows. Для компьютерного набора статей предпочтительно применение текстовых процессоров Word 6.0.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 1997. VOL. 82. N 1) Page

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 1997. Т. 82. № 1) Стр.

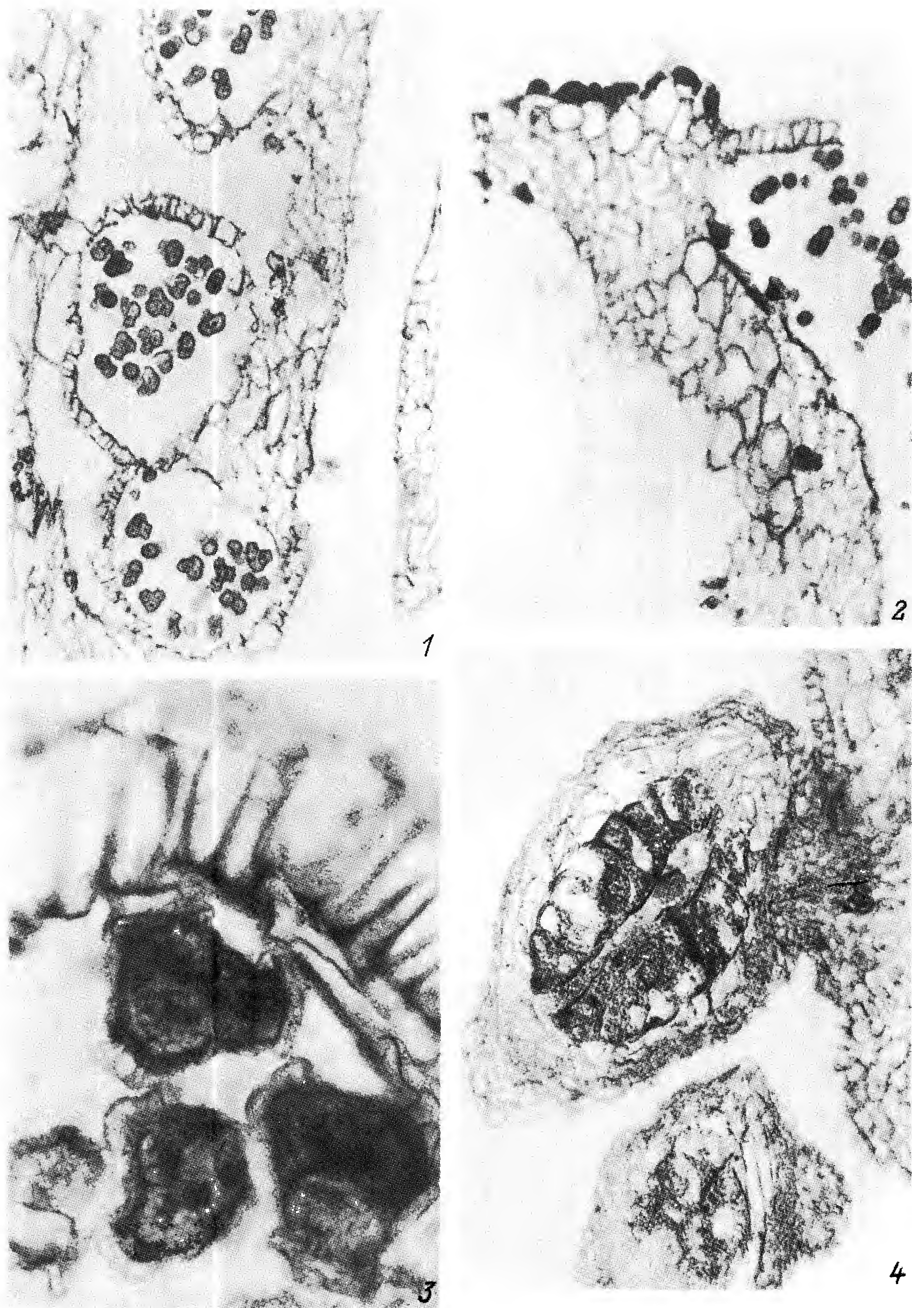


Таблица I. Пыльник и семяпочка *Lactoris fernandeziana*.

1 — пыльник перед вскрытием (поперечный срез); *2* — продольный срез пыльника, виден надсвязник, клетки эпидермы которого заполнены танинами; *3* — фрагмент пыльника с пыльцой в тетрадах; *4* — семяпочка.

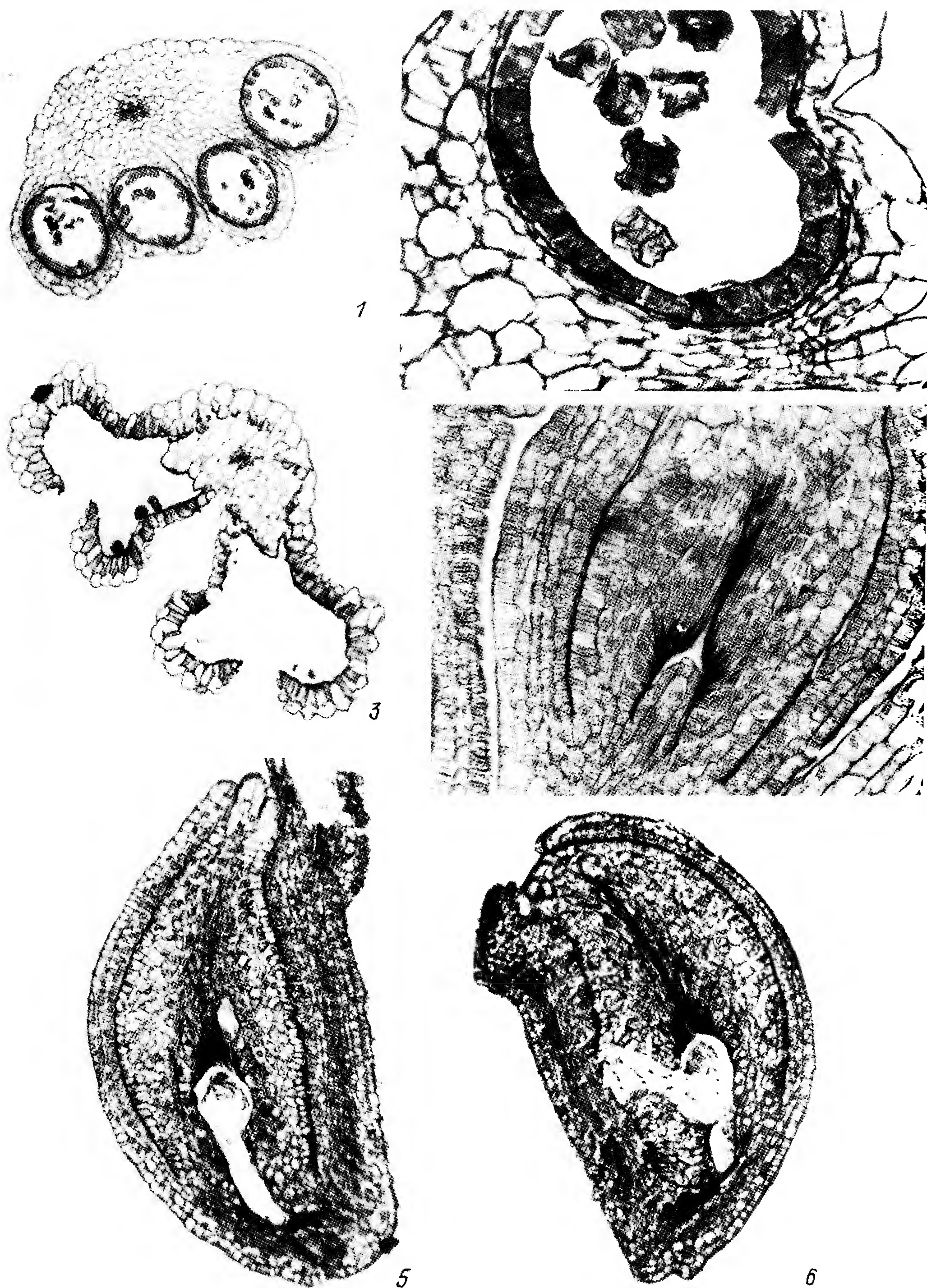
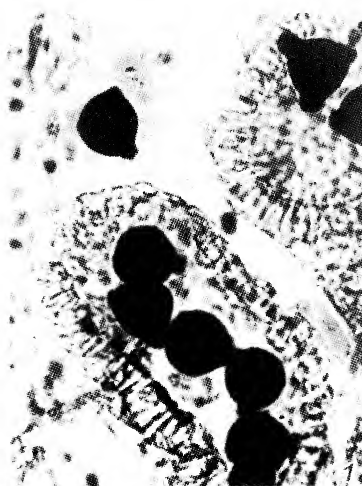


Таблица II. Пыльник и семяпочка *Fouquieria purpusii.*

1 — общий вид пыльника на поперечном срезе; *2* — фрагмент гнезда пыльника с микроспорами в тетрадах; *3* — вскрывшийся зрелый пыльник; *4* — семяпочка с мегаспороцитом; *5, 6* — семяпочка после оплодотворения, развитие эндоспермального гаустория.



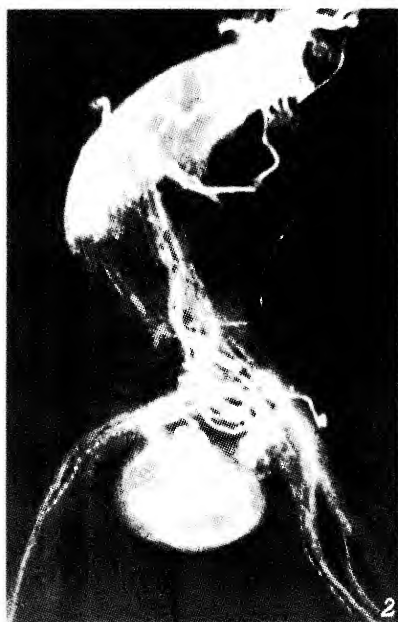




Таблица. Пыльцевые трубки в цветках до триппинга у разных образцов *Medicago lupulina*.

1 — начало прорастания пыльцевых зерен в пыльниках бутона; *2, 3* — пыльцевые трубки в пестике, проникающие в семяпочку; *4* — прорастание пыльцевых зерен на рыльце пестика.



Продолжение.

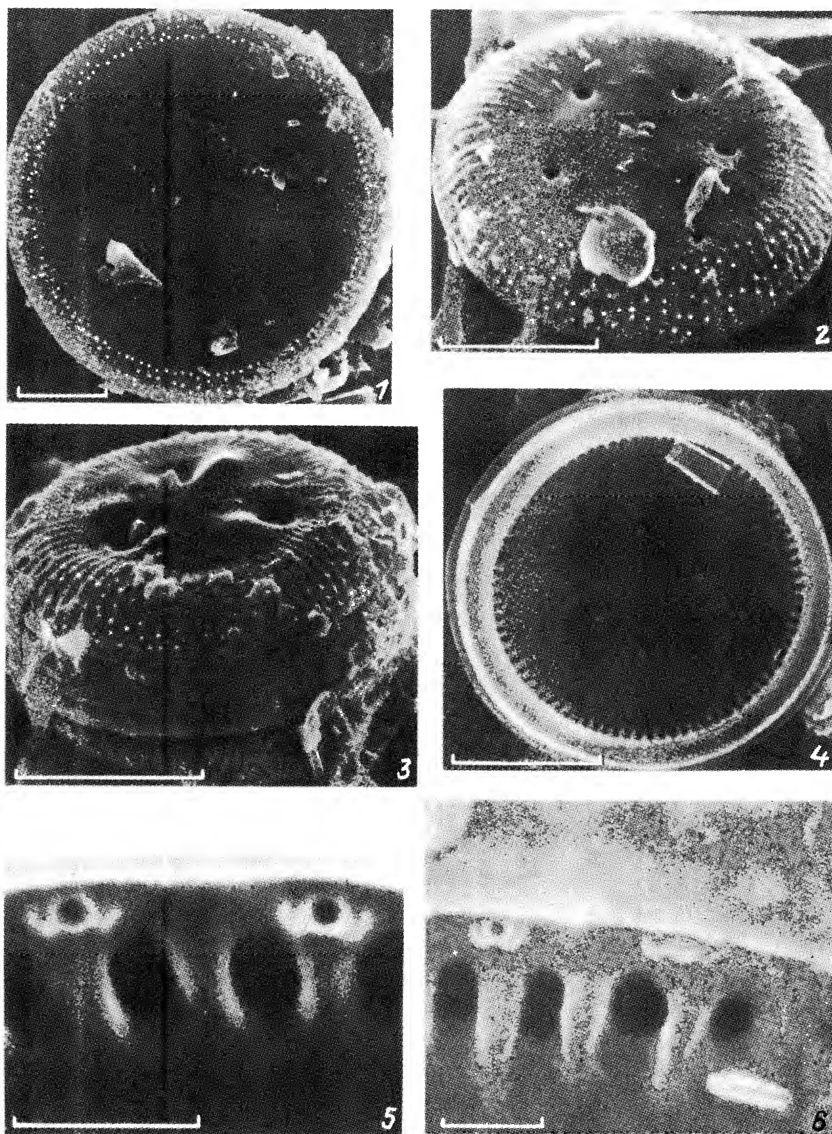


Таблица I. *Cyclotella planetophora* (СЭМ).

1—3 — внешняя поверхность створок; *4* — внутренняя поверхность створки; *5* — строение краевых выростов с опорами и альвеол; *6* — двугубый вырост. Масштабная линейка: *1—4* — 10; *5, 6* — 1 мкм.

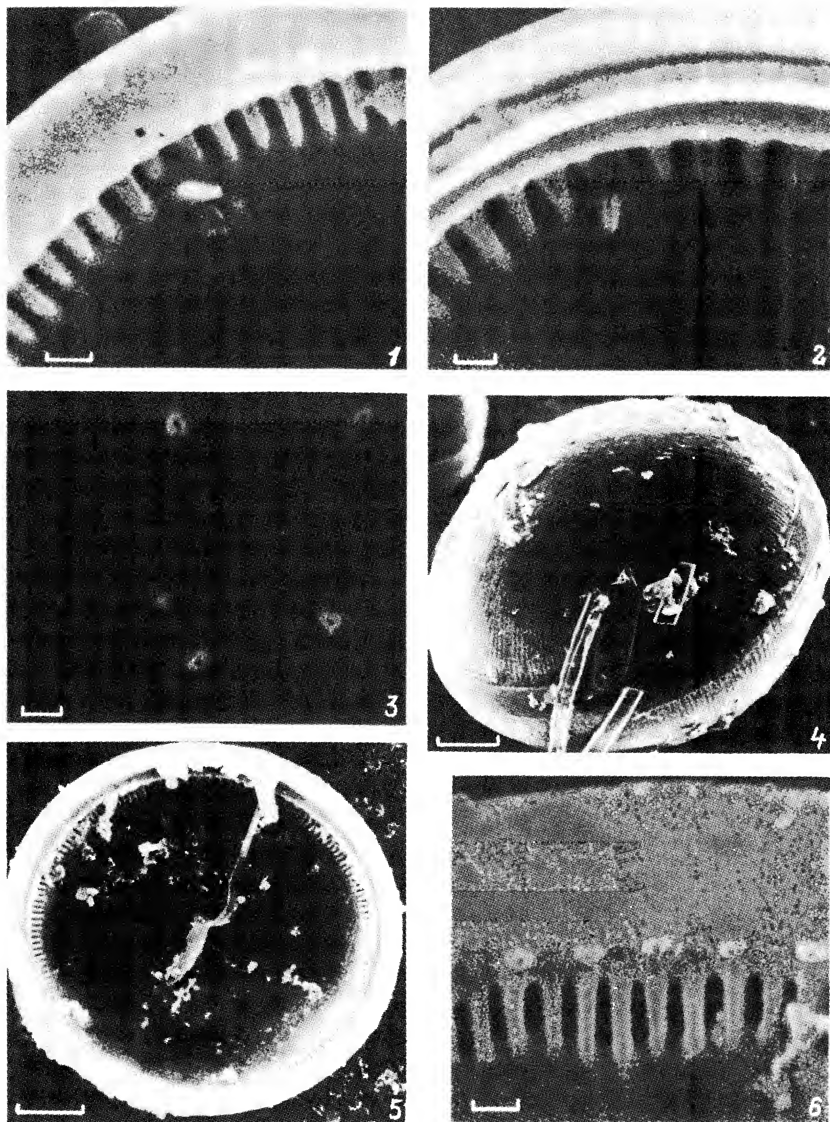


Таблица II. *Cyclotella planetophora* (СЭМ).

1, 2 — вариации в ориентации щели двугубого выроста; *3* — центральные выросты с опорами на внутренней поверхности; *4* — внешняя поверхность инициальных створок; *5* — внутренняя поверхность инициальной створки; *6* — внутренняя поверхность инициальной створки с краевыми выростами с опорами и альвеолами. Масштабная линейка: *1—3, 6* — 1; *4, 5* — 10 мкм.

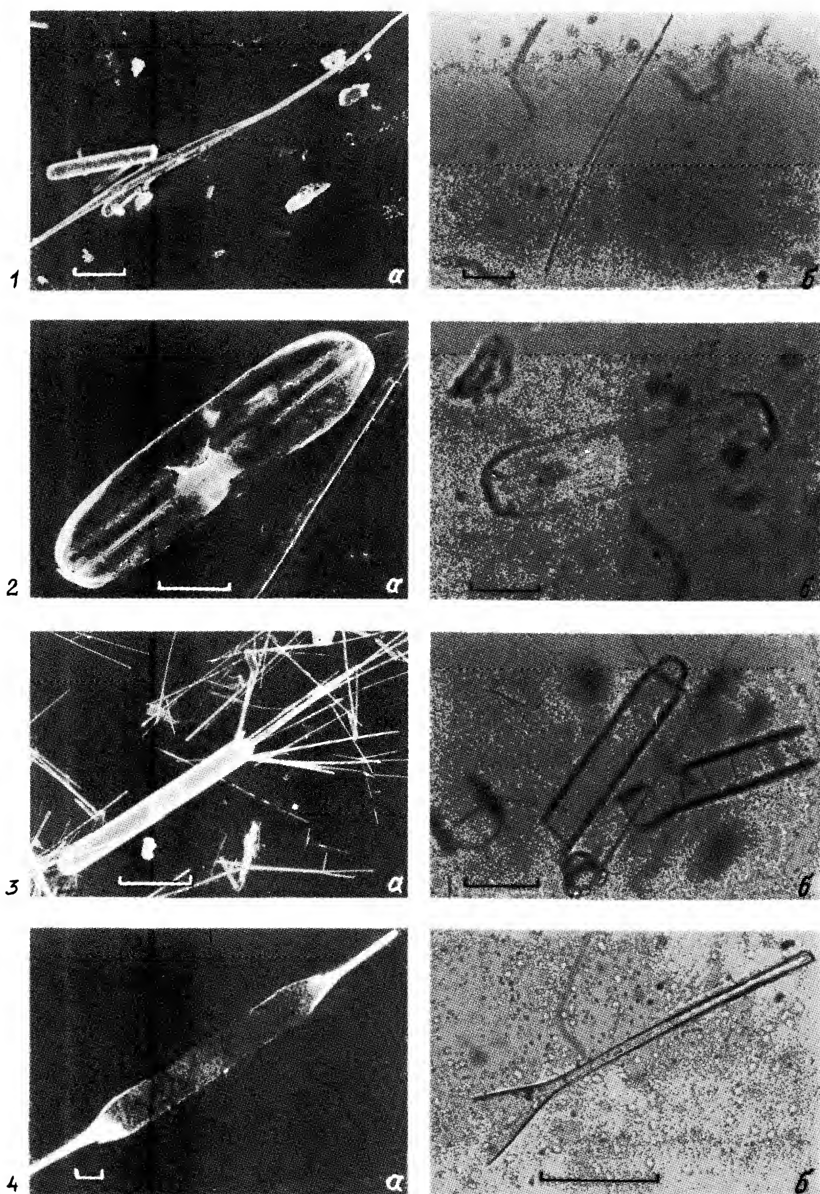


Таблица I.

а — неповрежденные клетки, обработка в спирте (СЭМ); *б* — разрушенные клетки, обработка в перекиси (СМ). *1* — *Cylindrotheca closterium*, *2* — *Berkeleya rutilans*, *3* — *Corethron criophilum*, *4* — *Proboscia alata*. Масштабная линейка: *1*, *2*, *4* — 10; *3* — 100 мкм.

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1997. Т. 82. № 1. 1—128.